



EXPERIENTIA SUPPLEMENTUM III

ACTA XI CONGRESSUS INTERNATIONALIS ORNITHOLOGICI

Die Titelvignette, die auch als Kongressabzeichen diente, stellt den zu GESSNERS Zeiten noch in der Schweiz brütenden Waldrapp *(Geronticus eremita)* dar. Sie wurde von HEINRICH BRANDENBERGER entworfen



Druck Birkhäuser AG. Basel
Printed in Switzerland

VORWORT

Der Verhandlungsband des Ornithologenkongresses, den wir hier vorlegen, erscheint diesmal unter einem lateinischen Titel, womit wir dem internationalen Charakter der Publikation am besten gerecht zu werden glauben. Dem Sprachgebrauch unseres Landesteiles entsprechend, ist der Bericht über den Verlauf des Kongresses deutsch abgefasst. Im übrigen sind für die allgemeinen Bezeichnungen die drei Hauptsprachen des Kongresses gleichmässig berücksichtigt; wo jedoch im Interesse der Kürze eine Beschränkung geboten schien, haben wir dem englischen Ausdruck den Vorzug gegeben.

Auf Vorschlag des Verlages sind unsere «Acta» in die Reihe der Supplementsbände der naturwissenschaftlichen Zeitschrift «Experientia» aufgenommen worden, in welchem Rahmen schon andere Kongressberichte erschienen sind. Die Selbständigkeit der Veröffentlichung wird davon nicht berührt.

Bei einem Bande, der zahlreiche Beiträge verschiedenster Richtung enthält, war besondere Sorgfalt auf eine übersichtliche Anordnung des Stoffes zu legen. Durch die Sektionen war eine solche bereits vorgezeichnet, immerhin drängten sich einige Umstellungen auf, und zu weit gefasste Abteilungen sind neu gruppiert worden. Wir hoffen damit das Auffinden der Beiträge zu erleichtern, wenn auch einige unter diesen inhaltlich über das Sachgebiet, dem sie zugeordnet sind, hinausgehen. Zudem ist am Schlusse des Bandes ein Autorenregister angefügt.

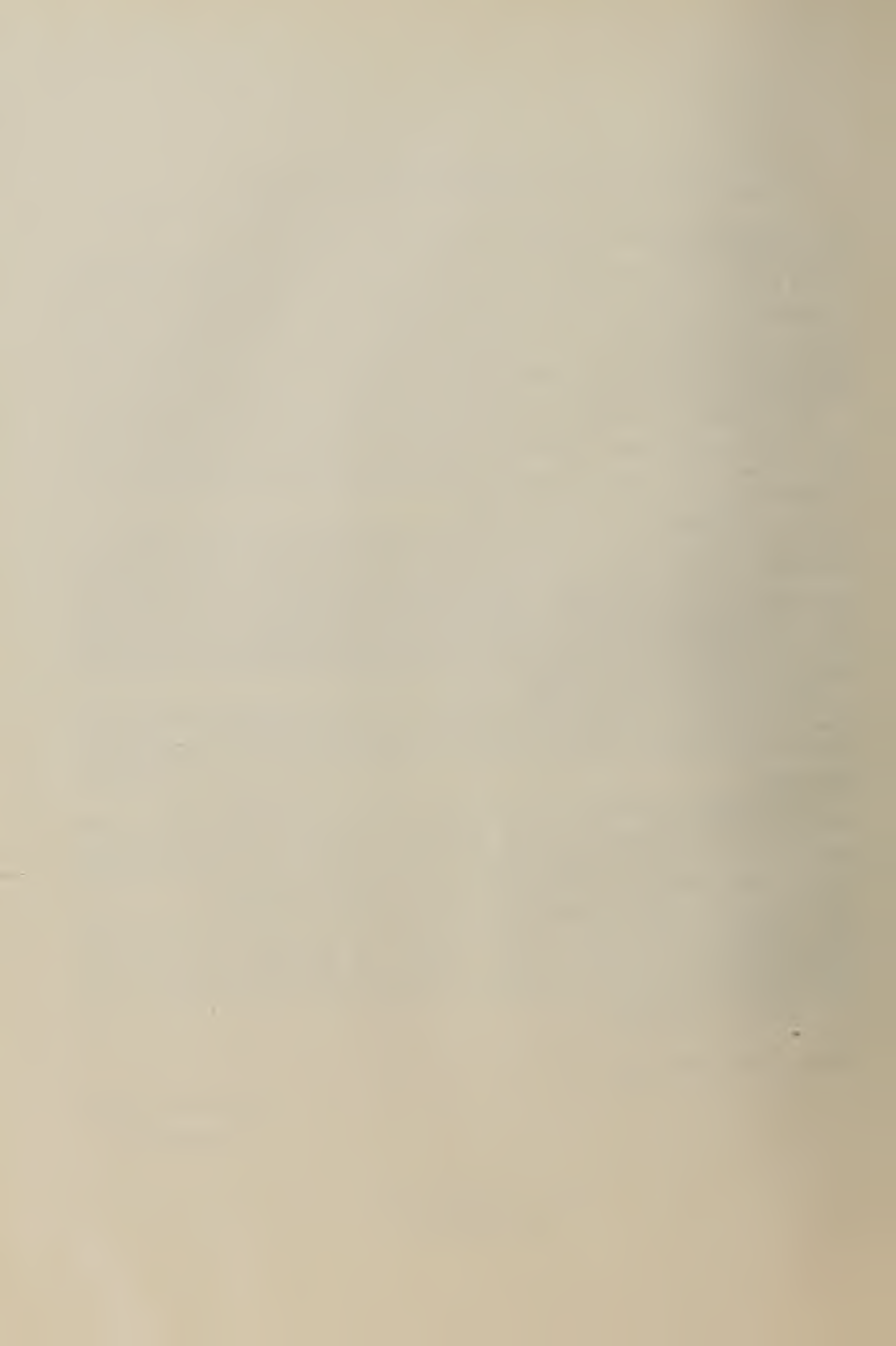
Bei der Redaktion der Manuskripte, die nicht in der Muttersprache des Autors abgefasst waren, haben wir freundliche Unterstützung erhalten, in dem Sir LANDSBOROUGH THOMSON die englischen und Prof. MANFRED REICHEL die französischen Beiträge geprüft haben.

Die Herausgabe des Bandes ist uns vor allem durch die finanzielle Hilfe der eidgenössischen Behörden und der Basler Regierung ermöglicht worden, ferner haben manche Autoren namhafte Beiträge geleistet. Für diese grosszügige Förderung einer internationalen Publikation sind wir allen Helfern zu Dank verpflichtet.

Ganz besonderen Dank schuldet der Unterzeichnete Herrn Dr. ERNST SUTTER für seine umsichtige Vorbereitung der Drucklegung, der Sekretärin des Kongresses, Fräulein MARGUERITE NADOLNY, für ihre vielseitigen Dienste und nicht zuletzt dem Verlag BIRKHÄUSER für sein verständnisvolles Eingehen auf unsere Wünsche und für die Sorgfalt der Ausführung.

Basel, im November 1955

Prof. Adolf Portmann
Generalsekretär



INHALTSVERZEICHNIS

Table of Contents – Table des matières

XI CONGRESSUS INTERNATIONALIS ORNITHOLOGICUS

General Lectures and Symposia

I. GENERAL LECTURES

II. SYMPOSIUM ON VISIBLE MIGRATION

III. SYMPOSIUM ON HEARING AND ANALYSIS OF VOICE

IV. THE BIOLOGY OF THE PENGUINS OF THE ANTARCTIC

Sectional Papers

V. MORPHOLOGY · PALAEONTOLOGY

VI. SYSTEMATICS · SPECIATION

VII. ZOOGEOGRAPHY · FAUNISTICS

VIII. ECOLOGY · POPULATION

IX. LIFE HISTORY · BEHAVIOUR

Films

X. MIGRATION

XI. FOLKLORE

XI CONGRESSUS
INTERNATIONALIS ORNITHOLOGICUS

Permanentes Exekutivkomitee 1950–1954

Permanent Executive Committee – Comité Permanent Exécutif

Prof. J. Berlioz, Paris.
J. Delacour, Los Angeles.
Prof. A. Ghigi, Bologna.
Sir Landsborough Thomson, London.
Col. R. Meinertzhagen, London.
Prof. Dr. E. Stresemann, Berlin.
Dr. A. Wetmore, Washington.
Prof. Dr. S. Hörstadius, Uppsala.

Präsident des XI. Kongresses

President of the XIth Congress – Président du XIe Congrès

Sir Landsborough Thomson, London.

Generalsekretär des XI. Kongresses

General Secretary of the XIth Congress – Secrétaire Général du XIe Congrès

Prof. Dr. A. Portmann, Basel.

Schweizerisches Ehrenkomitee

Swiss Committee of Honour – Comité d'Honneur Suisse

Bundesrat Dr. Philipp Etter, Bern.

Regierungspräsident Dr. P. Zschokke, Basel.

Prof. Dr. J. Gantner, Rektor der Universität Basel.

Oberforstinspektor A. J. Schlatter, Bern.

Prof. Dr. J. de Beaumont, Président de la Société Helvétique des Sciences Naturelles, Lausanne.

Prof. Dr. F. E. Lehmann, Präsident der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft, Bern.

A. Uehlinger, Präsident des Schweizerischen Bundes für Naturschutz, Schaffhausen.

Prof. Dr. E. Handschin, Präsident der Kommission für das Naturhistorische Museum, Basel.

Prof. Dr. E. Zwinggi, Präsident der Naturforschenden Gesellschaft Basel.

Prof. Dr. R. Geigy, Präsident des Hilfsfonds für die Vogelwarte Sempach.

Dr. D. Zimmermann, Präsident der «Ala», Schweizerische Gesellschaft für Vogelkunde und Vogelschutz, Zürich.

Dr. Ch. Chessex, Président de «Nos Oiseaux», Société Romande pour l'Étude et la Protection des Oiseaux, Lausanne.

W. Bieri, Präsident des «Parus», Schweizerischer Verband für Vogelschutz, Vogelkunde und Vogelliebhaberei, Langenthal.

Architekt E. Schelling, Präsident des Verbandes Schweizerischer Vogelschutzvereine, Rheinfelden.

T. Sutter, Präsident der Ornithologischen Gesellschaft Basel.

Dr. U. A. Corti, Direktor des Institutes für Biophysik, Zürich.

Dr. W. Knopfli, Redaktor der Publikation «Die Vögel der Schweiz», Zürich.

MITGLIEDER DES KONGRESSES

Members of the Congress – Membres du Congrès

[1] Present only on excursions – Nur an den Exkursionen teilnehmend – Présent aux excursions seulement
[2] Registered, but not in attendance – Angemeldet, aber nicht anwesend – Inscrit sans participation au Congrès

Aboulafia, L. R.; Oranim, near Kiryath Amal, Israel.
Acland, Miss C.; 2 Orchard Close, Banstead, Surrey, Great Britain.
[2]Adelholt, Miss E.; Skydebanegade 23/1, Copenhagen, Denmark.
Aellen, E.; Margarethenstrasse 60, Basel, Schweiz.
Alexander, H. G.; 144 Oak Tree Lane, Birmingham 29, Great Britain.
Alexander, W. B.; Edward Grey Institute, Botanic Garden, Oxford, Great Britain.
Ali, Dr. S.; Bombay Natural History Society, 114 Apollo Street, Bombay, India.
Amann, F.; Colmarer Strasse 12, Basel, Schweiz.
Anderson, Mrs. N. R. E. and Miss J.; 76 Short Rd. Walmer, Nr. Port Elizabeth, South Africa.
Armington, S.; Blanchegatan 18, Stockholm, Sweden.
Arn, H.; Wildbachstrasse 19, Solothurn, Schweiz.
Ash, J. S.; I.C.I. Game Research Station, Burgate Manor, Fordingbridge, Hants., Great Britain.
August, Frl. L.; Obertorplatz 6, Hechingen, Deutschland.
Austin, Mrs. E. K.; 1116 Mandana Boulevard, Oakland 10, California, U.S.A.
Avery de la Salle, Mrs. M.; 1130 Fifth Avenue, New York 28, U.S.A.

Baer, Prof. Dr. J. G.; Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel, Suisse.
Baeschlin, Dr. K.; Kirschgartenweg 5, Aarau, Schweiz.
Bagge, L. O. and Mrs. U. R.; Grönegatan 32, Lund, Sweden.
Bailey, Col. F. M. and Mrs.; Warborough House, Stiffkey, Norfolk, Great Britain.
Barcley-Smith, Miss I. P.; 51 Warwick Avenue, London, W. 9, Great Britain.
Barruel, P. et Mme P.; St-Jean-d'Arvey, Savoie, France.
Bauer, K.; Österreichische Vogelwarte, Neusiedl am See, Österreich.
Baur-Celio, Prof. B.; Untere Heslibachstrasse 20, Küsnacht, Zürich, Schweiz.
Baxter, Miss E. V.; The Grove, Upper Largo, Fifeshire, Great Britain.
Beckmann, K. O.; Haltenauer Strasse 98, Kiel, Deutschland.
Benson, Miss S. V.; 26 Down View, Bude, Cornwall, Great Britain.
Bergmann, W. und Frau M.; Janusstrasse 20, Eutin, Ostholstein, Deutschland.
Berlioz, Prof. J.; Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue de Buffon, Paris 5e, France.
Berndt, Dr. R.; Thielemannstrasse 1, Braunschweig, Deutschland.
Bernis, Dr. F. et Mme C.; Ayala 4, Madrid, Espagne.
Beven, Dr. G.; Cromer Hyde, Central Road, Morden, Surrey, Great Britain.
Bigalke, R.; 7 South Circular Road, Kimberley, South Africa.
Blake, Dr. Ch. H. and Mrs. H. L.; Lincoln, Mass., U.S.A.
Blatter, Dr. F.; Müslinweg 26, Bern, Schweiz.
Blume, C. A.; Sct. Markus Plads 10, Kopenhagen-V., Denmark.
Bodman, Frhr. N. von und zu; Schloss Möggingen, Radolfzell, Bodensee, Deutschland.
[1]de Boer, Dr. H. and Mrs. J.; Jonkerlaan 82, Wassenaar, Holland.
Bösiger, Dr. E.; Laboratoire de Génétique évolutive, Gif-sur-Yvette, France.
Bolle, F.; Mayr-Graz-Weg 266, Murnau, Oberbayern, Deutschland.
Bond, J.; 1512 Spruce St., Philadelphia, U.S.A.
Booth, R. and Mrs. R.; 1085 Bank Street, Painesville, Ohio, U.S.A.
Bouet, Dr. G. et Mme G.; 30, rue Lacroix, Paris 17e, France.

Bourlière, Prof. Dr. F.; 8, rue Huysmans, Paris, France.
Boyd, A. W.; Fiandley House, Northwich, Cheshire, Great Britain.
Braendlin, Dr. E.: Speiserstrasse 89, Basel, Schweiz.
Brandenberger, H.; Leimenstrasse 54, Basel, Schweiz.
Braun, K.; Silcherstrasse 14, Ludwigsburg, Deutschland.
Broberg, L.; Eskilsgatan 2, Strängnäs, Sweden.
Brodmann, P.; Hauptstrasse 175, Ettingen, Schweiz.
Brouwer, Dr. G. A. and Mrs. J. J.; de Genestetlaan 32, Bilthoven, Holland.
Brown, E. K. and Mrs. E. D.; 22 Park Lane, Southwold, Suffolk, Great Britain.
von Bruchhausen, G. und Frau I.; Söcking über Starnberg, Bayern, Deutschland.
Brüning, Dr. H.; Matthissonstrasse 5, Magdeburg, Deutschland (DDR).
Bruijns, Dr. M. F. M.; c/o Staatsbosbeheer, Kemperstraat 3, Utrecht, Holland.
Bruns, Dr. H.; Würzburger Strasse 74, Würzburg-Versbach, Deutschland.
Bryce, E. J. and Mrs. E. J.; Box 375, G.P.O. Sydney, Australia.
Büttikofer, J. und Frau B.; Bettinger Strasse 122, Riehen bei Basel, Schweiz.
Burckhardt, Dr. D. und Frau Chr.; Schweizerische Vogelwarte, Sempach, Schweiz.
Burnier, Dr. J.; Chêne-Bougeries, Genève, Suisse.
Burri, H.; Freidorf 132, Muttenz, Schweiz.

Campbell, Dr. B. and Mrs. M.; British Trust for Ornithology, 2 King Edward Street, Oxford, Gr. Britain.
Carnes, Mrs. H. E.; 25 Kenwood Rd., Tenafly, New Jersey, U.S.A.
Casares, Dr. J. and Mrs. M. I. N.; Avenida Alem 465, Buenos Aires, Argentina.
Case, Miss E. J.; 3240 Hyde St., Oakland, California, U.S.A.
Chalif, E. L. and Mrs. E. L.; 37 Barnsdale Road, Short Hills, N.Y., U.S.A.
Charteris, The Hon. G. L. and Mrs. V.; Old House, Didbrook, Cheltenham, Glous., Great Britain.
[1]Chessex, Dr. Ch.; Montolivet 30, Lausanne, Suisse.
[2]Christensen, H. O.; Højlund-Skole, pr. Skanderborg, Denmark.
Clay, Miss T.; British Museum (Natural History), Cromwell Road, London, S.W. 7, Great Britain.
Cohen, E. and Mrs. E.; Hazelhurst, Sway, Hants., Great Britain.
[1]Coldewey, C. J. and Mrs. C. J.; "De Beuken", Epse, Gem. Gorssel, Holland.
Collenette, C. L.; Abinger Hall, near Dorking, Surrey, Great Britain.
Conrad, C. B.; Wallgutstrasse 7, Konstanz, Bodensee, Deutschland.
Coombs, Dr. C. J. F. and Mrs. B. A.; Perran-ar-worthal, Truro, Cornwall, Great Britain.
Corti, Dr. U. A.; Waldschulweg 6, Zürich 32, Schweiz.
Craw, H. A.; 30 Cranley Gardens, London, S.W. 7, Great Britain.
Crépin, Prof. J.; Lycée français, Am Rosengarten 7, Mainz, Deutschland.
Creutz, G.; Vogelschutzstation Neschwitz bei Bautzen, Sachsen, Deutschland (DDR).
[1]de Crousaz, G.; 13, avenue des Cerisiers, Pully-sur-Lausanne, Suisse.
Culverwell, R. V.; 4 Southfield Road, Westbury-on-Trym, Bristol, Great Britain.
Cunningham, J. M.; 39 Renall Street, Masterton, New Zealand.
Cunningham, J. and Mrs. J.; Fernhill, Belfast, N. Ireland.
Curio, E.; Borkumer Strasse 29, Berlin-Schmargendorf, Deutschland.
Curry-Lindahl, K.; Skansen Zoological Garden, Stockholm, Sweden.

Danalina, Miss L.; Moscou, U.R.S.S.
Danielsson, G.; Box 16052, Stockholm 16, Sweden.
Dathe, Dr. H. und Frau E.; Gustav-Adolf-Strasse 27, Leipzig C. 1, Deutschland (DDR).
Davis, H. H.; Little Stoke Farm, Patchway, Bristol, Great Britain.
[2]Deane, C. D.; Belfast Museum and Art Gallery, Stranmillis, Belfast, N. Ireland.
Delacour, J.; Los Angeles County Museum, Exposition Park, Los Angeles 7, California, U.S.A.
[2]Deleuil, Dr. R. J.; 74, rue de Russie, Tunis, Tunisie.
De Maerschalck, J.; Kappellestraat 40, Denderbelle, Belgique.
Dementiev, Prof. Dr. G. P.; Zoological Museum, Moscow Govt. University, Herzenstrasse 6, Moscow, U.S.S.R.

DERAMOND, Dr. M.; 11, avenue Claude-Péroche, Nogent-sur-Oise, France.
[1]DESFAYES, M.; Saillon, Valais, Suisse.
DEUCHLER, K.; Ackersteinstrasse 144, Zürich, Schweiz.
DIESSELHORST, Dr. G.; Zoologische Sammlung, Menzinger Strasse 67, München, Deutschland.
DIRCKSEN, Dr. R. und Frau G.; Enger, Westfalen, Deutschland.
VAN DOBBEN, Dr. W. H.; Dorskampweg 4, Wageningen, Holland.
DODGSON, Miss E. O.; 5 North Charlotte Street, Edinburgh, Great Britain.
DORST, Dr. J. et Mme J.; 28, Boulevard Péreire, Paris 17e, France.
DOTTRENS, Dr. E.; Muséum d'Histoire naturelle, Bastions, Genève, Suisse.
DREGER, Frl. CH.; Iltisstrasse 49, Kiel, Deutschland.
DROST, Prof. Dr. R. und Frau E.; Danziger Strasse 26, Wilhelmshaven, Deutschland.
DRURY, Prof. W. H. and Mrs. M. C.; Biological Laboratories, Harvard University, 16 Divinity Avenue, Cambridge 38, Mass., U.S.A.
DUNKEL, U.; Heimat 4, Hamburg-Lokstedt 1, Deutschland.

EGGER, D.; Austrasse 33, Basel, Schweiz.
EGGINTON, F.; Dunfanaghy, Co. Donegal, Eire.
[2]EICHLER, Prof. W.; Clara-Zetkin-Strasse 23, Kleinmachow, Post Stahnsdorf, Deutschland (DDR).
D'ELBÉE, Comte E. et Comtesse E.; Guéthary, Basses-Pyrénées, France.
ELOFSON, Dr. O.; Ludvigsbergsvägen 3, Sundsvall, Sweden.
EMLEN, Prof. J. T. and Mrs. J. T.; University of Wisconsin, Madison, U.S.A.
[2]ENGELBACH, Dr. P.; 10, rue Copernic, Paris 16e, France.
ERD, Frau S.; Jakob-Burckhardt-Strasse 38, Basel, Schweiz.
ERLENMEYER, Frau M.-L.; Augustinergasse 17, Basel, Schweiz.
ESSEN, K. VAN; Strömsberg, Jänköping, Sweden.
ETCHÉCOPAR, R. D.; 217, faubourg St-Honoré, Paris 8e, France.
EYGENRAAM, J. A.; van Irhovenlaan 5, Ede, Holland.

FALLS, Dr. J. B. and Mrs. E. A.; Dept. of Zoology, University of Toronto, Canada.
FEINDT, P.; Neustädter Markt 50, Hildesheim, Deutschland.
FERRIER, Miss J. M.; Blakeney Downs, Blakeney, Norfolk, Great Britain.
[1]FELIX, A.; Rothpletzstrasse 24, Aarau, Schweiz.
[2]FERENS, Dr. B.; Inst. de Protection de la Nature de l'Académie polonaise des Sciences, Cracovie, Pologne.
[2]FERRER CONDAL, Dr. L.; Hospital de Sta. Cruz y San Pablo, Salas de Pallas, Espagne.
FEUERSTEIN, W.; Hermann-Löns-Strasse 61, Jena, Deutschland (DDR).
FEUZ, H.; Erlenparkweg 110, Basel, Schweiz.
FISHER, J.; Old Rectory, Ashton, Northampton, Great Britain.
FITTER, R. S. R. and Mrs.; Drifts, Chinnor Hill, Oxford, Great Britain.
FLÜCKIGER, Dr. E. W.; Physiologisches Institut der Universität, Basel, Schweiz.
FLÜGLER, W.; Uhlandstrasse 4, Baden-Baden, Deutschland.
FOEH, Dr. H. und Frau K.; Kruppallee 10, Kiel-Elmschenhagen, Deutschland.
FORSELLIUS, Dr. ST.; Zoologisches Institut, Uppsala, Sweden.
FORSTER, Miss E. and [1]Miss G.; 608 Grenville House, Dolphin Square, London, S.W. 1, Great Britain.
FRANK, Dr. H.; Koblenzer Strasse 150, Bonn, Deutschland.
FRANKE, Dr. H.; Wurmser Gasse 45/122, Wien 15, Österreich.
FRITH, H. J. and Mrs.; Wildlife Survey Section, C.S.I.R.O., Canberra, Australia.
FROLICH, TH.; Ingolfs Allé 47, Copenhagen, Denmark.
FRUGIS, S.; Via Belfiore 11, Milano, Italia.
FÜLLEMANN, W.; Peter-Rot-Strasse 54, Basel, Schweiz.

GALL, W.; 9, rue Adolphe, Bettembourg, Luxembourg.
[1]GAMMA, Dr. H.; Guggiweg 5, Luzern, Schweiz.
GEBHARDT, E.; Vestnertorgraben 19/II, Nürnberg, Bayern, Deutschland.
GENTZ, K.; Charlottenstrasse 60, Berlin W. 8, Deutschland.

Gerdes, K.; Ebkeriege 59, Wilhelmshaven, Deutschland.
Gerlach, Dr. R.; Fritz-Beindorff-Allee 3, Hannover, Deutschland.
Géroudet, P.; 13a, avenue de Champel, Genève, Suisse.
Geyr von Schweppenburg, Prof. Dr. H.; Eicks über Mechernich, Eifel, Deutschland.
Ghigi, Prof. Dr. A.; Laboratorio di Zoologia, Via S. Giacomo 9, Bologna, Italia.
Gibson-Hill, Dr. C. A.; Raffles Museum, Singapore 6, Malaya.
Giller, F. und Frau G.; Breitestrasse 79, Frechen bei Köln, Deutschland.
Glutz von Blotzheim, U.; Segetzstrasse 9, Solothurn, Schweiz.
[1]Godel, M.; 5, avenue de Cour, Lausanne, Suisse.
Godman, Miss C. E. and Miss E. M.; South Lodge, Horsham, Sussex, Great Britain.
Goethe, Dr. F. und Frau E.; Vogelwarte Helgoland, Wilhelmshaven, Deutschland.
[2]Gonzalez, M.; Pizarro 3, Jerez de la Frontera, Espagne.
Grassé, Prof. P.-P.; 105, Boulevard Raspail, Paris, France.
Gross, Prof. A. O. and Mrs. E. G.; Bowdoin College, Brunswick, Maine, U.S.A.
Gudmundsson, Dr. F.; Museum of Natural History, Box 532, Reykjavik, Island.
Gunnerbeck, E.; Furusundsgatan 14, Stockholm, Sweden.
Gustafsson, G.; Partille, Sweden.

Haartman, Baron L. von; Universitets Zoologiska Institut, Helsingfors, Finland.
Haegler, K. A.; Verkehrsverein, Blumenrain 2, Basel, Schweiz.
[1]Hänni, E.; Gantrischstrasse 59, Bern, Schweiz.
Haftorn, S. and Mrs. E.; Videnskapsselskapets Museum, Trondheim, Norway.
Hagemann, K.; Richard-Wagner-Strasse 25, Hannover, Deutschland.
Hagen, Dr. Y. und Frau A.; Zoologisk Museum, Oslo, Norway.
Hainard, R.; Bernex, Genève, Suisse.
Haldane, Prof. J. B. S.; University College, Gower St., London, W. C. 1, Great Britain.
[2]Hallstrom, Sir E.; 462 Willoughby Road, Willoughby, N.S.W., Australia.
Hamerstrom, F. and Mrs. F.; Wisconsin Conservation Dept., Plainfield, Wisconsin, U.S.A.
Hammerschmidt, G. H.; Forsthaus-Meiserthal, Trippstadt, Pfalz, über Kaiserslautern, Deutschland.
Hansen, E. Ch.; Roarsvej 1/3, Copenhagen-F., Denmark.
Hartmann, C. und Frau B.; Alte Hütte 20, Oberkaufungen bei Kassel, Deutschland.
Hartmann, Dr. W. und Frau I.; Rüdigerstrasse 10, Forst, Lausitz, Deutschland (DDR).
Hartwig, W.; Reichardtstieg, Jena, Deutschland (DDR).
Hauchecorne, Frl. A.; Wandalenallee 38, Berlin-Charlottenburg 9, Deutschland.
Haugwitz, E. von; Obernfelde bei Lübbecke, Westfalen, Deutschland.
Hauri, R.; Kehrsatz, Bern, Schweiz.
[2]Haverschmidt, F.; P.O. Box 644, Paramaribo, Surinam, Netherl. Guiana.
[2]Hebard, F. V.; 1500 Walnut St. Blg., Philadelphia 2, U.S.A.
Hedemann, H. von; Deutsch-Nienhof bei Westensee, Holstein, Deutschland.
Heim, Prof. P. J.; Kollegium, Nuolen, Schwyz, Schweiz.
Heim de Balsac, Prof. H.; 34, rue Hamelin, Paris 16e, France.
Heldmann, Dr. G.; Hessisches Landesmuseum, Darmstadt, Deutschland.
[2]Hellebrekers, W. Ph. J.; Insulindeweg 31, Delft, Holland.
Henning, G. A.; Eichstück 7, Hamburg-Farmsen, Deutschland.
Henrici, Dr. P.; Hemmenhofen bei Radolfzell, Bodensee, Deutschland.
Henze, Dr. O.; Staatliche Vogelschutzwarte, Garmisch-Partenkirchen, Deutschland.
Heuser, Ch.; Wettersteinstrasse 34, Garmisch-Partenkirchen, Deutschland.
Hitchcock, Prof. H. B. and Mrs. H. B.; Middlebury College, Middlebury, Vermont, U.S.A.
Hörstadius, Prof. S., Mrs. G. and [1]Miss G.; Zoologiska Institutionen, Uppsala, Sweden.
Hofer, Dr. H.; Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Friedrichstrasse 24, Giessen, Deutschland.
Hoffmann, Dr. L. et Mme D.; Tour du Valat, par Le Sambuc, Bouches du Rhône, France.
Hofmann, H.; Dornburgerstrasse 12, Jena, Deutschland (DDR).
Holgersen, H. and Mrs. G.; Stavanger Museum, Stavanger, Norway.
Hollom, P. A. D.; Manor Cottage, Park Road, Woking, Surrey, Great Britain.

Homberg, R.; Museumsverwalter, Vaduz, Liechtenstein.
Hornberger, Dr. F.; Wöhrdstrasse 21, Tübingen, Deutschland.
[2]Horvath, Dr. L.; National Museum, Baross u. 13, Budapest VIII, Hungary.
Huber, J.; Oberkirch bei Sursee, Schweiz.
Hüe, F. et Mme F.; Grange-des-Près, Pézenas, Hérault, France.
Hughes, Mrs. A.; Court End, Alvington, nr. Lydney, Gloucestershire, Great Britain.
Hulten, M.; Faubourg 23, Kayl, Luxembourg.
Huntington, Dr. Ch. E.; Department of Biology, Bowdoin College, Brunswick, Maine, U.S.A.
Hurcomb, The Right Hon. Lord; 47 Campden Hill Court, London, W. 8, Great Britain.
Hurrell, H. G. and Mrs.; Moorgate, Wrangaton, S. Devon, Great Britain.
Huxley, Dr. J.; 31 Pond Street, Hampstead, London, N.W. 3, Great Britain.
[2]Huyskens, G.; 66, rue du Village, Stabroek, Anvers, Belgique.

Ingram, C.; The Grange, Benenden, Kent, Great Britain.
Ivanov, Dr. A. I.; Zoological Institute, Leningrad 164, U.R.S.S.
James, Miss C. K.; Blake's Wood, Barnt Green, nr. Birmingham, Great Britain.
[2]Jany, E.; Manteuffelstrasse 3, Berlin-Lichterfelde/West, Deutschland (früher Bogor, Java).
Jenning, Dr. W.; Cirkelvägen 2, Enskede, Sweden.
Jorgensen, Miss H. I.; Ringstedgade 8/I tv, Copenhagen, Denmark.
Johansen, Prof. H.; Zoologisk Museum, Copenhagen, Denmark.
Johnson, A. W. and Mrs. E.; Casilla 327, Santiago de Chile.
Johnson, E. D. H. and Mrs. G. F.; 38 New Street, Jersey, Channel Islands.
Johnson, H. P. H.; Knutsford, Oak Endway, West Byfleet, Surrey, Great Britain.
[1]Jonsson, B.; Hagamel 15, Reykjavik, Iceland.
Jouanin, Ch.; 25, rue Guersant, Paris 17^e^, France.
Judin, K. A.; Zoological Institute, Leningrad 164, U.R.S.S.
Junge, Dr. G. C. A.; Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Holland.

Kelly, Mrs. J. W.; 1311 Grand St., Alameda, California, U.S.A.
Kipp, Dr. F. A.; Erdmannhäuser Strasse 12, Marbach-Neckar, Deutschland.
Kist, Dr. J.; Mechelsestraat 28, Den Haag, Holland.
Klatte, Dr. J. H.; Ruychrocklaan 164, Den Haag, Holland.
Kleinsteuber, E.; Leninstrasse 45, Jena, Deutschland (DDR).
Kliefoth-Rehren, Frau Dr. I.; Mühlestrasse 10, Heidenheim an der Brenz, Deutschland.
Kluijver, Dr. H. N. and Mrs. H. N.; Eekmolenweg 8, Wageningen, Holland.
Knopfli, Dr. W.; Stauffacherstrasse 9, Zürich, Schweiz.
Koehler, Prof. Dr. O.; Zoologisches Institut, Katharinenstrasse 20, Freiburg i. Br., Deutschland.
König, Frl. G.; Tiefe Allee 20, Kiel, Deutschland.
Koersveld, Dr. E. van; Jasmynplantsoen 18, Wageningen, Holland.
Kornowski, G.; Nettelbeckstrasse 2, Kiel, Deutschland.
Koskimies, Dr. J.; Zoological Institute, Helsinki, Finland.
Kramer, Dr. G. und Frau R.; Max-Planck-Institut, Anton-Dohrn-Weg, Wilhelmshaven, Deutschland.
Krebser, W.; Seegarten, Thun, Schweiz.
Kroker, R.; Lindhorststrasse 214, Bottrop, Westfalen, Deutschland.
Kuehn, G.; Bahnstrasse 13, Berlin-Steglitz, Deutschland.
Kuhk, Dr. R.; Vogelwarte Radolfzell, Schloss Möggingen, Bodensee, Deutschland.
Kumerloeve, Dr. H. und Frau G.; Moltkestrasse 19, Osnabrück, Deutschland.

Lachner, R.; Dünne bei Bünde, Westfalen, Deutschland.
Lack, Dr. D.; Edward Grey Institute of Field Ornithology, Botanic Garden, Oxford, Great Britain.
Lagerlöf, S. Ch. and Mrs. B.; Brännagatan 9, Boden, Sweden.
Lang, Dr. E. und Frau T.; Zoologischer Garten Basel, Schweiz.
Laubmann, Prof. Dr. A.; Karolingerstrasse 18/II, München 9, Deutschland.

[1]Lebret, T. and Mrs. J.; Park de Griffioen, Middelburg, Holland.
Lehmann, Dr. H.; Brodde 85, Wuppertal-Barmen, Deutschland.
[1]Lehmann, R.; Achenbergstrasse 9, Aarau, Schweiz.
Leporati, L.; Laboratorio di Zoologia, Via S. Giacomo 9, Bologna, Italia.
Leveque, R.; 10, chemin des Crêts, place Saconnex, Genève, Suisse.
Libbert, W.; Landesschule, Templin U/M, Deutschland (DDR).
Liechtenstein, Prinz H.; Neue Siedlung Vaduz, Liechtenstein.
Lindner, E.; Dippoldiswalder Strasse 31, Tharandt, Bezirk Dresden, Deutschland (DDR).
Lloyd, H., Mrs. H., and Miss E.; 582 Mariposa Avenue, Rockcliffe Park, Ottawa, Canada.
Lochbrunner, R.; Im langen Loh 193, Basel, Schweiz.
Löhrl, Dr. H.; Favoritepark 1, Ludwigsburg, Deutschland.
Loke, W. T. and Mrs. Ch.; Cathay Building, Singapore, Malaya.
Longfield, Miss C. E.; 11 Iverna Gardens, London, W. 8, Great Britain.
Loppenthin, B. H. O. F.; Torvevey 14, Skovlunde, Denmark.
Louvet, Mme L.; 4, rue des Pleins-Champs, Rouen, France.
Lowe, Mrs. M.-H.; Command Pay Office, B.A.O.R. 52, Germany.
Lowery, Prof. G. H. and Mrs. G. H.; Museum of Natural Science, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana, U.S.A.
Lugitsch, R.; Gabrielerstrasse 30, Wien-Mödling, Österreich.
Lund, H. M.-K.; Tromsö Museum, Tromsö, Norway.
Lundevall, C. F. and Mrs. E.; Ljurgatan 22A, Norrköping, Sweden.

Maaldrink, Dr. E. D.; Almeloschestraat 1, Wierden, Holland.
Macdonald, J. D. and Mrs.; British Museum (Natural History), London, S.W. 7, Great Britain.
Mackworth-Praed, C. W. and Mrs. E. M. H. S.; Castletop, Burley, Ringwood, Hants., Great Britain.
Maebe, J.; 79, rue du Moulin, Anvers, Belgique.
Makatsch, Dr. W.; Martin-Hoop-Strasse 31, Bautzen, Oberlausitz, Deutschland (DDR).
Malmberg, T.; Vintergatan 3A, Lund, Sweden.
Mansfeld, Dr. K.; Vogelschutzwarte Seebach über Mühlhausen, Thüringen, Deutschland (DDR).
Marle, J. G. van and Mrs. O. E.; Oudcrailoo, Bussum, Holland.
Marx-Matter, W.; Seltisberger Strasse 53, Basel, Schweiz.
Masarey, Frau L.; Leimenstrasse 15, Basel, Schweiz.
Masch, Dr. L.-W. und Frau L.-W.; Cranachstrasse 72, Hamburg-Grossflottbek, Deutschland.
[2]Matvejev, S. D.; Inst. d'Écologie et de Biogéographie, 100, rue 29-Novembra, Beograd, Yougoslavie.
Maxse, Miss V. C.; Hatchetts, Westburton, Pulborough, Sussex, Great Britain.
Mayaud, N. et Mme N.; 80, rue du Ranelagh, Paris 16e, France.
Mayr, Prof. E. and Mrs. E.; Museum of Comparative Zoology, Cambridge 38, Mass., U.S.A.
Meder, Dr. H.; 11, rue de la Coquemène, Neuchâtel-Serrières, Suisse.
Meinertzhagen, Col. R.; 17, Kensington Park Gardens, London, W. 11, Great Britain.
Meise, Dr. W. und Frau E.; Zoologisches Museum, Bornplatz 5, Hamburg 13, Deutschland.
Melcher, Dr. R. und Frau M.; Sils-Maria, Engadin, Schweiz.
Mendelsohn, Dr. H.; Biologic-Pedagogic Institute, Jehuda Halevistr. 12, Tel-Aviv, Israel.
Merikallio, Dr. E. and Mrs. S.; Kerava, Finland.
Merkel, Dr. F. W. und Frau I.; Zoologisches Institut der Universität, Frankfurt a. M., Deutschland.
Meyer-Holzapfel, Frau Prof. Dr. M.; Tierpark Dählhölzli, Bern, Schweiz.
Miller, Prof. A. H.; Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, U.S.A.
Mills, Dr. J. D. and Mrs.; Shortlands, Seaford, Sussex, Great Britain.
[1]Minder, H.; Stokarbergstrasse 78, Schaffhausen, Schweiz.
Mitscherlich, Prof. Dr. A.; Abt. f. Psychosomatische Medizin, Voss-Strasse 2, Heidelberg, Deutschland.
Moberg, A.; Markgatan, Oerebro, Sweden.
Modert, P.; 33, rue des Glacis, Luxembourg.
Moltoni, Dr. E.; Museo Civico di Storia Naturale, Corso Venezia 55, Milano, Italia.
Moreau, R. E. and Mrs. W. M.; The Yews, Berrick Salome, Benson, Oxon, Great Britain.
Mountfort, G.; Hartley House, Lunghurst Road, Woldingham, Surrey, Great Britain.

Müller, M.; La Tour du Valat, Le Sambuc, Bouches du Rhône, France.
Müller, R.; Lerchenstrasse 32, Basel, Schweiz.
Müller, Frl. R.; Hölderlinstrasse 15, Tübingen, Deutschland.
Münch, H.; Hüttensteinach, Thüringer Wald, Post Sonneberg, Deutschland (DDR).
Munro, J. H. B. and Miss E.; 10 Comiston Place, Edinburgh, Great Britain.
Murr, F.; Ludwigstrasse 3, Bad Reichenhall, Deutschland.

Nadolny, Frl. M.; Sonnenweg 22, Basel, Schweiz.
Nebel, S.; Riehenstrasse 133, Basel, Schweiz.
Neubaur, Dr. F.; Rheinstrasse 10, Wiesbaden, Deutschland.
[2]Nice, Mrs. M.; 5725 Harper Avenue, Chicago 37, Illinois, U.S.A.
Nicholson, E. M.; The Nature Conservancy, 91 Victoria Street, London, S.W. 1, Great Britain.
Nielsen, Frau Dr. M.; Voss-Strasse 2, Heidelberg, Deutschland.
Nielsen, N. H.; 2, rue Galliard, Lausanne, Suisse.
Niggeler, E.; Oberfeldweg 7, Lyss, Bern, Schweiz.
Niven, Mrs. C.; Amanzi, Uitenhage, Cape Province, S. Africa.
Nöhring, R.; Lockkoppel 16, Hamburg-Wellingsbüttel, Deutschland.
Noll, Dr. H. und Frau J.; Sempach, Schweiz.
Nüesch, Dr. H.; Zoologische Anstalt der Universität, Basel, Schweiz.
[1]Nyhlén, G.; Myrgatan 38B, Avesta, Sweden.
Nyqvist, E.; Sweden.

Olrog, Prof. C. Ch. C.; Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.
Ó Ruadháin, M. R.; Phoenix Park, Dublin, Eire.
[1]Österman, E.; Poppelvägen 2C, Avesta, Sweden.

Paludan, Dr. K.; Vildtbiologisk Station, Kalø pr. Rønde, Denmark
Parrinder, E. R.; 91 Weald Road, Sevenoaks, Kent, Great Britain.
Pasteur, G.; 96, Boulevard Aristide-Briand, Rabat, Maroc.
Payton, H. W.; "Lianda", Hill Close, Harrow, Middlesex, Great Britain.
[1]Peall, Mrs. D.; Hatfield Farm, Oare, Marlborough, Wilts., Great Britain.
Pearse, Th. and Mrs. Th.; P.O. Box 159, Comox, Vancouver Island, British Columbia.
[2]Pettingill, Dr. O. S.; Wayne, Maine, U.S.A.
Peitzmeier, Prof. Dr. J.; Warburg, Westfalen, Deutschland.
Petersen, B.; Kreuzstrasse 16, Osnabrück, Deutschland.
Peterson, Dr. R. T. and Mrs. R. T.; P.O. Box 7, Glen Echo, Maryland, U.S.A.
Pfeifer, Dr. W.; Oststrasse 2a, Waldshut, Baden, Deutschland.
Pfeifer, S.; Steinauer Strasse 44, Frankfurt a.M.-Fechenheim, Deutschland.
Phelps, Dr. W. H. and Mrs. W. H.; Apartado 2009, Caracas, Venezuela.
Phelps, W. H. Jr. and Mrs. K.; Apartado 2009, Caracas, Venezuela.
Phillips, Mrs. R.; Oxford House, Little Waltham, Chelmsford, Essex, Great Britain.
Piercy, W. E. K. and Mrs.; 49 Park Lane, London, W. 1, Great Britain.
Pohl, K. und Frau E.; Cheliusstrasse 7, Wetzlar a.d.Lahn, Deutschland.
[2]Pomeroy, Miss A. L.; 58 Regent's Park Road, London, N.W. 1, Great Britain.
Portmann, Prof. Dr. A.; Zoologische Anstalt der Universität, Basel, Schweiz.
Poulsen, Dr. H.; Berners Vænge 17, Copenhagen, Denmark.
Prell, Prof. Dr. H. und Frau A.; Schillerstrasse 27, Dresden N. 54, Deutschland.
Prévost, J.; Expéditions polaires françaises, 47, avenue Maréchal-Fayolle, Paris 16e, France.

Ramberg, N.; Drottninggatan 143c, Hälsingborg, Sweden.
Rand, Dr. A. L.; Chicago Natural History Museum, Roosevelt Road, Chicago 5, Illinois, U.S.A.
[1]Raub, Prof. Dr. E.; Erhardstrasse 1, Schwäbisch Gmünd, Deutschland.
Régnier, Dr. R. et Mme R.; 16, rue Dufay, Station de Zoologie agricole, Rouen, France.
Reichel, Prof. Dr. M.; Eulerstrasse 59, Basel, Schweiz.

Reichert, R.; Staatliches Museum für Tierkunde, Zwinger, Dresden-A, 1, Deutschland (DDR).
Reinhardt, Dr. H.; Obere Friedenstrasse 2II, Eschwege, Deutschland.
Rhodes, Miss G. M.; Hildersham Hall, Cambridge, Great Britain.
[1]Ribaut, J. P.; 30, chemin de Montolivet, Lausanne, Suisse.
Richdale, Dr. L. E. and Mrs. A. M.; 23 Skibo St., Kew, Dunedin, New Zealand.
Ridpath, M. G.; Infestation Control Division, Ministry of Agriculture, Hook Rise, Tolworth, Surbiton, Surrey, Great Britain.
Riggenbach, H. E. und Frau M.; Angensteiner Strasse 24, Basel, Schweiz.
Riggenbach, Mme Dr. M.; Préfargier Marin, Neuchâtel, Suisse.
[2]Ripley, Prof. S. D.; Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, U.S.A.
Rivoire, A. et Mme A.; 50, rue Breteuil, Marseille, France.
Robertson, Miss E. A.; Ward 39–40, Royal Infirmary, Edinburgh, Great Britain.
Rode, H.; Saalbahnhofstrasse 22, Jena, Deutschland (DDR).
Rogier, Miss W.; Postbus 123 (Oude Vest 33 d.), Leiden, Holland.
Rokitansky, Dr. G.; Naturhistorisches Museum, Burgring 7, Wien I, Österreich.
Rosenberg, E.; Bruksgatan 7, Oerebro, Sweden.
Rosenberger, W.; Sonnenstrasse 17, Würzburg, Deutschland.
Rothschild, The Hon. Miss M. L.; Ashton Wold, Peterborough, Great Britain.
Roustamov, Prof. Dr. A. K.; Askhabad, U.S.S.R.
Runnerström, B. G.; Norra Drottninggatan 12, Uddevalla, Sweden.
Ruthardt, Dr. K.; Goethestrasse 19, Hanau am Main, Deutschland.
Rydzewski, Dr. W.; 1 Altyre Road, Croydon, Surrey, Great Britain.
[1]Ryser, Dr. R.; Tavelweg 21, Bern, Schweiz.

Salomonsen, Dr. F.; Zoologisk Museum, Krystalgade, Copenhagen, Denmark.
Salzmann, W.; Im Burgfeld 116, Frankfurt am Main, Deutschland.
Samuelsson, G.; Södra Torget 3, Kristinehamn, Sweden.
Sapin-Jaloustre, Dr. J.; Expéditions polaires françaises, 47, av. Maréchal-Fayolle, Paris 16[e], France.
Sarasin-Dearth, D.; St.-Alban Ring 151, Basel, Schweiz.
Sather, Mrs. A.-M.; Lökke 7, Oslo, Norway.
Sauer, Dr. F ; Zoologisches Institut, Katharinenstrasse 20, Freiburg im Breisgau, Deutschland.
Sauter, Frl. Dr. U.; Vogelwarte Radolfzell, Schloss Möggingen, Bodensee, Deutschland.
Schaub, Dr. S.; Naturhistorisches Museum, Augustinergasse 2, Basel, Schweiz.
Scheidegger, Prof. Dr. S.; Schützenmattstrasse 55, Basel, Schweiz.
Schenk, H.; Maxburgweg 11, Karlsruhe, Baden, Deutschland.
Schifferli, Dr. A. und Frau M.; Schweizerische Vogelwarte, Sempach, Schweiz.
Schildmacher, Prof. Dr. H.; Kloster auf Hiddensee, Vogelwarte, Deutschland (DDR).
Schinz, Frl. Dr. J.; Im Walder 18, Zürich 8, Schweiz.
Schmidt, Dr. G. A. J.; Lornsenstrasse 40, Kiel, Deutschland.
Schmiedgen, A.; Jugendwohnheim-Hilfswerk der Evangelischen Kirche, Oberliederbach über Frankfurt am Main-Höchst, Deutschland.
Schneider, W. und Frau H.; August-Bebel-Strasse 45, Leipzig S 3, Deutschland (DDR).
Schnüriger, A.; Muespacher Strasse 40, Basel, Schweiz.
Schoennagel, Dr. E. und Frau St.; Walthausenstrasse 35, Hameln, Deutschland.
Schorger, Prof. Dr. A. W. and Mrs. A. W.; 424 University Farm Place, Madison, Wis., U.S.A.
Schüz, Prof. Dr. E. und Frau H.; Paulinenstrasse 39, Ludwigsburg, Württemberg, Deutschland.
Schuster, Dr. L. und Frau E.; Frischborn über Lauterbach, Oberhessen, Deutschland.
Schwartzkopff, Dr. J. und Frau I.; Zoologisches Institut, Bahnhofstrasse 28, Göttingen, Deutschland.
Schwarz, M.; Elisabethenstrasse 24, Basel, Schweiz.
Scott, P.; The Severn Wildfowl Trust, Slimbridge, Gloucestershire, Great Britain.
Shannon, G. R.; Selborne, Cannongate Road, Hythe, Kent, Great Britain.
Sibley, Prof. Dr. Ch. G.; Fernow Hall, Cornell University, Ithaca, N.Y., U.S.A.
Sick, Dr. H.; Rua Visconde Paranaguá 57, Lapa, Rio de Janeiro D.F., Brazil.
Sielmann, H.; Hanselmannstrasse 7, München 13, Deutschland.

Simms, E. A. and Mrs. T.; 85 Brook Road, Dollis Hill, London, N.W. 2, Great Britain.
Skinner, E. S.; "Cotswold", Burley-in-Wharfedale, near Leeds, Yorkshire, Great Britain.
Sladen, Dr. W. J. L.; Edward Grey Institute, Botanic Garden, Oxford, Great Britain.
Sluiters, J. E.; Woestduinstraat 109/II, Amsterdam-W., Holland.
Smyth, Dr. J. C.; 24 Pentland Terrace, Edinburgh 10, Great Britain.
Soffel-Rutz, Frau E.; Lisztstrasse 21, Bayreuth, Deutschland.
[2]Sokolowski, Prof. Dr. J.; Institut de Protection de la Nature, Cracovie, Pologne.
Sonnabend, H.; Vogelwarte Radolfzell, Schloss Möggingen, Bodensee, Deutschland.
Sorensen, Mrs. E. M.; Højagervej 9, Risskov, Denmark.
Spärck, Prof. Dr. R.; Zoologisches Museum, Copenhagen, Denmark.
Sperling, E. und Frau E.; Kerschensteinerstrasse 17, Hamburg-Harburg 1, Deutschland.
Spurway, Mrs. Dr. H.; University College, Gower St., London, W. C. 1, Great Britain.
Stadler, Dr. H. F.; Gärtnerstrasse 514, Lohr am Main, Deutschland.
[2]Steinbacher, Dr. G.; Parkstrasse 25a, Augsburg, Deutschland.
Steinbacher, Dr. J. und Frau E.; Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt am Main, Deutschland.
Steiner, Prof. Dr. H.; Zoologisches Institut der Universität, Zürich, Schweiz.
Stemmler, C.; Schaffhausen, Schweiz.
Storer, R. W.; Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, U.S.A.
Stresemann, Prof. Dr. E. und Frau V.; Wandalenallee 38, Berlin-Charlottenburg 9, Deutschland.
[1]Suter, H.; Rohrer Strasse 1102, Buchs bei Aarau, Schweiz.
Sutter, Dr. E. und Frau G.; Naturhistorisches Museum, Augustinergasse 2, Basel, Schweiz.
Sutter, T.; Beim Wasserturm 17, Basel, Schweiz.
Swanberg, P. O. and Mrs. E.; Skaraborgsgatan 9, Skara, Sweden.

Taapken, J.; «'t Huys te Warmont», Warmond Z.-H., Holland.
Täcklind, Mrs. E.; Skogsgatan 10, Katrineholm, Sweden.
Tate, P., and Mrs. A. L.; Half Acre, Rookshill, Rickmansworth, Herts., Great Britain.
Tekke, M. J.; Harderwijkstraat 136, 's-Gravenhage, Holland.
Terry, R. A. and Mrs. M. E.; 1521 Escobita Avenue, Palo Alto, California, U.S.A.
Thönen, W.; Gutenbergstrasse 5, Bern, Schweiz.
Thomson, Sir Landsborough and Lady; 42 Girdwood Road, Southfields, London, S.W. 18, Great Britain.
Thorpe, Dr. W. H.; Dept. of Zoology, Downing St., Cambridge, Great Britain.
Thulin, S.; Enköpingsgatan 16, Uppsala, Sweden.
Timmermann, Dr. G.; Alsterdorfer Strasse 98, Hamburg 39, Deutschland.
Tobiesen, E. and Mrs. V.; Skovvej 64, Charlottenlund, Copenhagen, Denmark.
Tornielli, Dr. A.; Pilastro, Parma, Italia.
Toschi, Prof. A.; Laboratorio di Zoologia, Via S. Giacomo 9, Bologna, Italia.
Tousey, Miss K.; 22 Grand View Ave., Somerville, Mass., U.S.A.
Traber, H. A.; Langwattstrasse 13, Zollikon, Zürich, Schweiz.
Transehe, Dr. N. von und Frau N.; Walsrode-Honerdingen bei Hannover, Deutschland.
Tratz, Prof. Dr. E. P.; Haus der Natur, Salzburg, Österreich.
Trettau, W. und Frau H.; Pfahlerstrasse 1, Wiesbaden-Sonnenberg, Deutschland.
Turbott, E. G. and Mrs. E. G.; Auckland Institute and Museum, P.O. Box 9027, Auckland, New Zealand.
[2]Turček, Dr. F. J.; Forest Research Institute, Banská Štiavnica, Czechoslovakia.
Turtle, L. J.; 17–21 Castle Place, Belfast, N. Ireland.
Tutt, H. R.; Kudeti, Benfleet Road, Hadleigh, Essex, Great Britain.

[2]Ulfstrand, St.; Kapellgatan 4, Malmö, Sweden.

[2]Välikangas, Prof. Dr. I.; Zoological Institute, Helsinki, Finland.
Valverde, J. A.; José Antonio 5, Valladolid, Espagne.
[2]Van Beneden, A. Ch. E.; 158, rue de Beyne, Jupille-Liège, Belgique.

Van der Vloet, H.; 84, rue Van Kerckhoven, Anvers, Belgique.
van der Werf, P. A.; Van der Heim Straat 37, Den Haag, Holland.
Van Tyne, Dr. J. and Mrs. J.; University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, U.S.A.
de Vasconcellos, G.; R. Fialle de Almeida 1–20, Lissabon, Portugal.
Vaucher, Ch.; Cologny, Genève, Suisse.
Vaurie, Dr. Ch. and Mrs. Ch.; American Museum of Natural History, New York 24, U.S.A.
Verheyen, Dr. R. K.; Kolonielaan 87, Anvers, Belgique.
Vermeulen, J. J. and Mrs. D. H.; Bisonlaan 4, Hilversum, Holland.
von Vietinghoff-Riesch, Prof. Baron A.; Schlossplatz 2, Hannoversch-Münden, Deutschland.
Voipio, Dr. P.; P. Rautatiek 13, Helsinki, Finland.
Volsøe, Dr. H.; Zoological Museum, Krystalgade 27, Copenhagen, Denmark.
Voous, Prof. Dr. K. H. and Mrs. H. C.; Zoolog. Museum, Plantage Middenlaan 53, Amsterdam, Holland.

Wachs, Prof. Dr. H.; Gündelwangen, Schwarzwald, Deutschland.
Wade, G. F.; 10 Burntwood Avenue, Emersow Park, Hornchurch, Essex, Great Britain.
[1]Wälti, E.; Neufeldstrasse 25, Bern, Schweiz.
Wagner, Dr. H. O. und Frau C.; Übersee-Museum, Bahnhofsplatz, Bremen, Deutschland.
Waldeck, Dr. K.; Statenlaan 105, Den Haag, Holland.
[2]Warnke, Frau H.; Ludwigsmühle, Selb, Bayern, Deutschland.
Wassenich, V. et Mme V.; 13, rue Marie-Adelhaide, Bettembourg, Luxembourg.
Weil, Frl. Dr. C.; Baselstrasse 10, Olten, Schweiz.
Weiss, Dr. W. und Frau R.; Mostackerstrasse 11, Basel, Schweiz.
Weitnauer, E.; Oltingen, Baselland, Schweiz.
Wells, C. H. and Mrs. M.; Cedar Bank, Watcombe Heights, Torquay, Great Britain.
Welti, Mme Dr. E.; 4, chemin des Voirons, Chêne-Bougeries, Genève, Suisse.
Wetmore, Dr. A. and Mrs. A.; Smithsonian Institution, Washington 25 D.C., U.S.A.
Wiegandt, K.; Karl-Born-Strasse 11, Jena, Deutschland (DDR).
Williams, L. O. and Mrs. A. L. B.; Rt. 1, Box 152, Carmel, California, U.S.A.
[2]Williamson, K.; Fair Isle by Lerwick, Shetland (Winter: 17 India Street, Edinburgh), Great Britain.
Witzig, A.; Via Cattori 7, Lugano-Paradiso, Schweiz.
Wolff, Frl. E.; Friedhofstrasse 10, Herford, Westfalen, Deutschland.
Wolff, Prof. Dr. E.; Institut de Zoologie, 12, rue de l'Université, Strasbourg, France.
Wood, J. D.; 29, rue Pestalozzi, Genève, Suisse.
Woodtli, W.; Schleipfe 429, Strengelbach, Aargau, Schweiz.
Worms, Ch. G. M. de; Three Oaks, Shore's Road, Horsell, Woking, Surrey, Great Britain.
Wüst, Dr. W.; Lierstrasse 25/0, München 38, Deutschland.
Wynne-Edwards, Prof. V. C. and Mrs. J. C.; Natural History Dept., Marischal College, Aberdeen, Great Britain.
Wyss-Cappis, Frau E.; Riehenstrasse 276, Basel, Schweiz.
Wyss, Frl. U.; Adlerstrasse 4, Basel, Schweiz.

Zastrov, M.; Galonvägen 19, Bromma, Sweden.
Zellweger, J.; Laupenring 6, Basel, Schweiz.
Ziegler, Dr. R. und Frau J.; Bernhardsberg, Oberwil, Baselland, Schweiz.
Zimmerli, Dr. N.; Eidgenössische Inspektion für Forstwesen, Jagd und Fischerei, Sulgenauweg 26, Bern, Schweiz.
Zimmermann, Dr. D.; In der Sommerau 11, Zürich 53, Schweiz.
Zink, Dr. G. und Frau T.; Vogelwarte Radolfzell, Schloss Möggingen, Bodensee, Deutschland.
Zinkernagel, Dr. R.; Sieglinweg 12, Riehen bei Basel, Schweiz.
Zschokke, Frau E.; St.-Alban-Ring 150, Basel, Schweiz.

DELEGIERTE

Delegates – Délégués

Argentina

Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires: Dr. J. Casares, C. Ch. Olrog.
Comité Internacional para la Protección de las Aves, Buenos Aires: Dr. J. Casares.
Instituto Miguel Lillo, Tucumán: C. Ch. Olrog.

Australia

Commonwealth Scientific and Industrial Organization: H. J. Frith.
Gould League of Bird Lovers, Sydney: E. J. Bryce.
Royal Australasian Ornithologists' Union, Melbourne: E. J. Bryce, H. J. Frith.

Belgique

Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles: Dr. R. Verheyen.

Brasil

Fundaçao Brasil Central, Rio de Janeiro: Dr. H. Sick.

Canada

Canadian Wildlife Service, Ottawa: H. Lloyd.
Department of Nordern Affairs and National Resources, Government of Canada: H. Lloyd.
National Museum of Canada, Ottawa: H. Lloyd.

Channel Islands

Ornithological Section, Société Jersiaise, Jersey: E. D. H. Johnson.

Denmark

Danish Game Biology Station, Kalø: Dr. K. Paludan.
Dansk Naturhistorisk Forening, Copenhagen: Dr. F. Salomonsen.
Dansk Ornithologisk Forening, Copenhagen: B. H. O. F. Løppenthin.
Universitetets Zoologiske Museum, Copenhagen: Prof. H. Johansen, Dr. F. Salomonsen, Prof. R. Spärck.

Deutschland

Bayerische staatliche Vogelschutzwarte, Garmisch-Partenkirchen: Dr. O. Henze.
Deutsche Ornithologen-Gesellschaft: Dr. R. Kuhk, Dr. L. Schuster, Prof. E. Stresemann.
Fränkisches Museum der Naturkunde, Würzburg: W. Rosenberger.
Hessisches Landesmuseum, Darmstadt: Dr. G. Heldmann.
Institut für angewandte Zoologie der Universität, Würzburg: Dr. H. Bruns.
Kulturhistorisches Museum, Magdeburg: Dr. H. Brüning.
Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Wilhelmshaven: Dr. G. Kramer.
Nassauisches Landesmuseum, Naturhistorisches Museum, Wiesbaden: Dr. E. Neubaur.
Naturhistorische Gesellschaft, Nürnberg: E. Gebhardt.
Natur-Museum Senckenberg, Frankfurt a. M.: Dr. J. Steinbacher.
Ornithologische Arbeitsgemeinschaft der Städtischen Volkshochschule, Bayreuth: Frau E. Soffel-Rutz.
Ornithologische Gesellschaft Bayern, München: Dr. W. Wüst.
Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart: Prof. E. Schüz.
Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden: Dr. R. Reichert.
Staatlich anerkannte Vogelschutzwarte für Hessen und Rheinland-Pfalz, Institut für angewandte Vogelkunde, Frankfurt a. M.: S. Pfeifer.
Staatliche Vogelschutzwarte für Baden-Württemberg, Ludwigsburg: Dr. H. Löhrl.
Staatliche Vogelwarte Helgoland, Wilhelmshaven: Prof. R. Drost.
Städtisches Naturkundemuseum, Kassel: C. Hartmann.
Tierschutzverein Nürnberg: E. Gebhardt.
Übersee-Museum, Bremen: Dr. H. O. Wagner.
Vogelschutzstation Neschwitz: G. Creutz.
Vogelschutzwarte Seebach: Dr. K. Mansfeld.

Vogelwarte Hiddensee: Prof. H. Schildmacher.
Vogelwarte Radolfzell: Dr. R. Kuhk, Prof. E. Schüz.
Zoologischer Garten, Leipzig: Dr. H. Dathe.
Zoologisches Institut und Museum, Hamburg: Dr. W. Meise.
Zoologisches Institut der Technischen Hochschule Dresden, Fakultät für Forstwirtschaft, Tharandt: E. Lindner, Prof. H. Prell.
Zoologisches Institut der Universität, Leipzig: Dr. H. Dathe.
Zoologisches Museum der Universität, Berlin: Prof. E. Stresemann.
Zoologisches Museum der Universität, Göttingen: Prof. A. von Vietinghoff.
Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, München: Dr. G. Diesselhorst.

Eire

Irish Ornithologists' Club, Dublin: M. R. Ó Ruadháin.

Espagne

Sociedad Española de Ornithologia, Madrid: Dr. F. Bernis.
Sección de Anillamiento de Aranzadi: J. A. Valverde.

Finland

Academia Scientiarum Fennica, Helsinki: Prof. J. Välikangas.
Game Research Institute of the Finnish Game Foundation, Helsinki: Dr. J. Koskimies.
Suomen Liututieteellinen Yhdistys, Helsinki: Dr. E. Merikallio.
Universitetets Zoologiska Museum, Helsinki: Prof. J. Välikangas.

France

Académie de Rouen: Dr. R. Régnier.
Centre National de Recherches sur les Migrations des Mammifères et des Oiseaux, Paris: R. D. Etchécopar, Ch. Jouanin.
Expéditions Polaires Françaises, Paris: J. Prévost, Dr. J. Sapin-Jaloustre.
Ministère de l'Agriculture, Institut National de la Recherche Agronomique, Rouen: Dr. R. Régnier.
Muséum National d'Histoire naturelle, Paris: Prof. J. Berlioz, Dr. J. Dorst, Ch. Jouanin.
Société d'Études Ornithologiques, Paris: Dr. F. Bourlière, N. Mayaud.
Société Nationale d'Acclimatation de France, Paris: Dr. F. Bourlière, R. D. Etchécopar.
Société Ornithologique de France, Paris: Dr. G. Bouet, J. Delacour, R. D. Etchécopar.
Société Zoologique de France, Paris: Prof. H. Heim de Balsac.
Ville de Rouen: Dr. R. Régnier.

Great Britain

The Avicultural Society, London: Miss P. Barclay-Smith.
Bristol Naturalists' Society, Bristol: H. H. Davis.
British Association for the Advancement of Science, London: J. D. Macdonald.
British Broadcasting Corporation, London: E. A. Simms, G. F. Wade.
British Museum (Natural History), London: J. D. Macdonald.
British Ornithologists' Union, London: R. E. Moreau, G. Mountfort.
British Trust for Ornithology, Oxford: B. Campbell.
Cambridge Bird Club, Cambridge: Dr. W. H. Thorpe.
Edward Grey Institute of Field Ornithology, Oxford: W. B. Alexander.
Essex Bird Watching and Preservation Society: H. R. Tutt.
South Essex Natural History Society: H. R. Tutt.
Falkland Islands Dependencies Survey Scientific Bureau, London: W. J. L. Sladen.
The International Wildfowl Research Institute, London: Miss P. Barclay-Smith.
Ministry of Agriculture and Fisheries, Surbiton: M. G. Ridpath.
Norfolk and Norwich Naturalists' Society, Norwich: Miss J. Ferrier.
Oxford Ornithological Society, Oxford: W. B. Alexander.
The Royal Scottish Museum, Edinburgh: Miss E. Baxter.
The Royal Society, London: Dr. D. Lack.
Royal Society of Edinburgh: Prof. V. C. Wynne-Edwards.
The Royal Society for the Protection of Birds, London: R. S. R. Fitter.
The Scottish Ornithologists' Club, Edinburgh: Miss E. Baxter.

The Severn Wildfowl Trust, Slimbridge: P. Scott.
Ulster Society for the Protection of Birds, Belfast: L. J. Turtle.
West Midland Bird Club, Birmingham: H. G. Alexander.
Yorkshire Naturalists' Union: E. S. Skinner.
The Zoological Society of London: Col. R. Meinertzhagen.

Hungary

National Museum, Budapest: Dr. L. Horvath.

Iceland

Natural History Museum, Reykjavik: Dr. F. Gudmundsson.

India

Bombay Natural History Society, Bombay: Dr. S. Ali.

Israel

Biologic-Pedagogic Institute, Tel-Aviv: Dr. H. Mendelssohn.
Kibbutzim Teachers' Seminary Institute of Natural History, Oranim: L. R. Aboulafia.

Italia

Consiglio Nazionale delle Ricerche: Prof. A. Ghigi, Prof. A. Toschi.
Museo Civico di Storia Naturale, Milano: Dr. E. Moltoni.

Luxembourg

Ligue Luxembourgeoise pour l'Etude et la Protection des Oiseaux, Bettembourg: W. Gall, V. Wassenich.
Ministère de l'Intérieur, Grand-Duché de Luxembourg: M. Hulten, P. Modert.

Malaya

Raffles Museum, Singapore: Dr. C. A. Gibson-Hill.

Maroc

Institut Scientifique Chérifien, Rabat: G. Pasteur.

Netherlands

Afdeeling Natuurbescherming en Landschap van het Staatsbosbeheer, Utrecht: Dr. M. F. Bruijns.
Club van Nederlandsche Vogelkundigen, Hilversum: J. G. van Marle, Dr. K. H. Voous.
Nederlandsche Ornithologische Vereeniging, Amsterdam: Dr. G. C. A. Junge, Dr. K. H. Voous.
Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden: Dr. G. C. A. Junge.
University of Amsterdam: Dr. K. H. Voous.

New Zealand

Ornithological Society of New Zealand, Auckland: E. G. Turbott.

Norway

Stavanger Museum, Stavanger: Dr. H. Holgersen.
Tromsö Museum, Tromsö: H. M.-K. Lund.
Universitetets Zoologisk Museum, Oslo: Dr. Y. Hagen.

Österreich

Bundesministerium für Unterricht, Wien: Dr. G. Rokitansky.
Haus der Natur, Salzburg: Prof. E. P. Tratz.
Naturhistorisches Museum, Wien: Dr. G. Rokitansky.
Österreichische Vogelwarte Neusiedlersee: K. Bauer.

Pologne

Institut de Protection de la Nature de l'Académie Polonaise des Sciences, Cracovie: Dr. B. Ferens, Prof. J. Sokolowski.

Schweiz

Siehe Liste des Ehrenkomitees, Seite 12.

South Africa

South African Ornithological Society, Cape Town: Mrs. C. Niven.

Sweden

Nordisk Museet, Stockholm: K. Curry-Lindahl.
Skansen Zoological Garden, Stockholm: K. Curry-Lindahl.

Sveriges Ornitologiska Förening, Stockholm: Prof. S. Hörstadius.
Swedish National Committee of Biology: Prof. S. Hörstadius.
Uppsala Universitet, Uppsala: Prof. S. Hörstadius.
Zoologiska Institutionen, Lund: T. Malmberg.

Tunisie

Société des Sciences Naturelles de Tunisie, Tunis: Dr. R. Deleuil.

United States of America

Academy of Natural Sciences, Philadelphia: J. Bond.
American Museum of Natural History, New York: Dr. Ch. Vaurie.
The American Nature Study Society: R. T. Peterson.
American Ornithologists' Union: Prof. E. Mayr, Dr. A. H. Miller, Prof. Ch. Sibley, R. W. Storer, Dr. J. Van Tyne, Dr. A. Wetmore.
American Philosophical Society, Philadelphia: Dr. A. Wetmore.
Biological Laboratories of Harvard University, Cambridge: W. H. Drury.
California Academy of Sciences, San Francisco: Mrs. J. Kelly.
Chicago Natural History Museum, Chicago: Dr. A. Rand.
Cooper Ornithological Society, Berkeley: J. Delacour, Mrs. J. Kelly, Th. Pearse.
County of Los Angeles: J. Delacour.
Eastern Bird Banding Association: Mrs. H. Carnes.
Laboratory of Ornithology, Cornell University, Ithaca: Dr. Ch. Sibley.
Los Angeles County Museum, Los Angeles: J. Delacour.
Massachusetts Audubon Society, Boston: Miss K. Tousey.
Museum of Comparative Zoology, Cambridge: Prof. E. Mayr.
Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley: Dr. A. H. Miller.
Museum of Zoology, Baton Rouge: Prof. G. H. Lowery.
National Academy of Sciences, Washington: Dr. A. Wetmore.
National Audubon Society, New York: Mrs. M. Avery de la Salle, R. T. Peterson.
New Jersey Audubon Society, New Milford: Mrs. H. Carnes.
Northeastern Bird Banding Association: Dr. A. O. Gross.
Peabody Museum of Natural History, New Haven: Dr. S. D. Ripley.
Smithsonian Institution, Washington: Dr. A. Wetmore.
United States Fish and Wildlife Service, Department of the Interior, Washington: Dr. A. O. Gross, Dr. A. Wetmore.
United States National Museum, Washington: Dr. A. Wetmore.
University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor: R. Storer, Dr. J. Van Tyne.
Western Bird Banding Association, Oakland: Mrs. E. Austin.
The Wilson Ornithological Club, Minneapolis: Prof. G. H. Lowery.
Wisconsin Conservation Department, Plainfield: Dr. F. and Mrs. F. Hamerstrom.

Venezuela

Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas: Dr. W. H. Phelps, W. H. Phelps, Jr.

*

Comité International pour la Protection des Oiseaux: J. Delacour.
Polish Society of Arts and Sciences in Exile, London: Dr. W. Rydzewski.

Der XI. Internationale Ornithologenkongress in Basel

vom 29. Mai bis 5. Juni 1954

Allgemeines

Am letzten Internationalen Ornithologenkongress in Uppsala, 1950, hat das Internationale Komitee eine Einladung der Schweiz zur Durchführung des elften Kongresses angenommen und Prof. Dr. A. Portmann, Vorsteher der Zoologischen Anstalt Basel, zum Generalsekretär gewählt. Zum ersten Male ist damit unserem Lande diese Ehre zuteil geworden. Da alle ornithologisch tätigen Gesellschaften der Schweiz wie auch die Behörde im Stiftungsrat der Vogelwarte Sempach vertreten sind, hat dieser die ersten Schritte zur Vorbereitung des Kongresses unternommen. Er bestimmte als Tagungsort die Stadt Basel und bestellte das Schweizerische Exekutivkomitee aus den folgenden Herren: Prof. Dr. J.G. Baer, Neuchâtel, P. Géroudet, Genève, Dr. H. Noll, Basel, Prof. Dr. A. Portmann, Basel, D. Sarasin-Dearth, Basel, Dr. A. Schifferli, Sempach, Dr. E. Sutter, Basel, Dr. N. Zimmerli, Bern, und Dr. D. Zimmermann, Zürich. Die Organisationsarbeiten am Kongressort selbst wurden einem lokalen Arbeitsausschuss übertragen, der unter dem Präsidium des Zentralsekretärs stand und dem Dr. E. M. Lang als Vizepräsident, D. Sarasin-Dearth als Kassier, Dr. E. Sutter als Assistent des Generalsekretärs, Fräulein M. Nadolny als Sekretärin sowie H. E. Riggenbach, A. Schnüriger, M. Schwarz, T. Sutter, Dr. W. Weiss und Dr. R. Ziegler angehörten.

Im August 1953 wurden etwa 6000 Einladungen an ornithologische Gesellschaften und Institutionen aller Länder versandt, nachdem bereits im Juni vor allem die Fachzeitschriften durch ein Rundschreiben über Zeitpunkt und Tagungsort des Kongresses orientiert worden waren.

Bis Ende Februar 1954 sind 662 Anmeldungen eingetroffen; 46 wurden jedoch zurückgezogen, so dass schliesslich der Kongress 616 Mitglieder zählte, von denen 25 nur an den Exkursionen teilnahmen und 30 im letzten Augenblick am Erscheinen verhindert blieben. Nach ihrer Herkunft verteilten sich die Mitglieder auf die folgenden 40 Länder: Argentinien (3), Australien (6), Belgien (6), Brasilien (1), Channel Island (2), Chile (2), Dänemark (16), Deutschland (153), England (101), Estland (1), Finnland (6), Frankreich (29), Holland (30), Indien (1), Indonesien (1), Irland (6), Israel (2), Italien (6), Jugoslawien (1), Kanada (7), Liechtenstein (2), Luxemburg (5), Malaya (3), Marokko (1), Neuseeland (2), Norwegen (8), Österreich (4), Polen (3), Portugal (1), Russland (5), Schweden (30), Schweiz (104), Spanien (5), Südafrika (4), Surinam (1), Tschechoslowakei (1), Tunesien (1), Ungarn (1), Venezuela (4), Vereinigte Staaten von Amerika (51). 32 dieser Länder waren durch offizielle Delegierte vertreten.

Die älteste schweizerische Hochschule, die im Jahre 1460 gegründete Universität Basel, hat es sich zur Ehre gemacht, den Kongress zu beherbergen und zu fördern. So

wurde das Kollegienhaus am Petersplatz für acht Tage zum Lebensraum für die grosse Ornithologenschar, und wir hatten die frohe Gewissheit, dass sich die Gäste aus aller Welt hier wohlgefühlt haben. Alle wissenschaftlichen Veranstaltungen wurden in der Universität und in einigen nahegelegenen Instituten abgehalten. Im Kollegienhaus war das Kongressbureau untergebracht, und auch ein Aufenthaltsraum stand dort den Gästen offen. Billige Mahlzeiten konnten im gegenüberliegenden Hotel Blaukreuzhaus eingenommen werden und erfreuten sich grossen Zuspruchs.

Ein sorgfältig ausgearbeitetes Damenprogramm wurde von einem speziellen, unter der Leitung von Frau T. LANG und Frau J. ZIEGLER stehenden Damenkomitee aufs beste betreut. Es umfasste Führungen in deutscher, französischer und englischer Sprache in den Basler Museen und im Münster sowie einen geselligen Nachmittagstee im schönen Hause von Herrn und Frau Dr. ZIEGLER in Oberwil bei Basel. In der Nähe der Universität stand den Damen ein eigener Aufenthaltsraum zur Verfügung.

Während des Kongresses wurden in Basel folgende *Ausstellungen* veranstaltet:

MUSEUM FÜR NATUR- UND VÖLKERKUNDE: In der von Dr. S. SCHAUB verwalteten Osteologischen Sammlung war ein reichhaltiges Material an rezenten und fossilen Vögeln zusammengestellt, darunter das Beckenfragment von *Eleutherornis*, zahlreiche Vogelreste aus dem französischen Departement Allier und Knochen von *Geronticus eremita* aus dem Schweizer Jura. Im gleichen Raum war auch ein von Prof. M. REICHEL entworfenes Strukturmodell der Feder zu sehen. Zwei bemerkenswerte, sich gegenseitig ergänzende Privatsammlungen belebten die Eingangshalle: Eine Auswahl der von Dr. A. MASAREY hergestellten Federpräparate, meist Flügel, Schwanz, deren Einzelfedern sowie Proben des Kleingefieders darstellend, und die an einer grossen Wand wirkungsvoll angeordnete Gruppe von Bälgen verschiedenster Vogelarten, die Prof. M. REICHEL mit ausgespannten Flügeln präpariert hatte. Ein grösserer Raum im ersten Stock bot eine Übersicht über die *Vogelwelt Indonesiens* aus Beständen der seinerzeit von den Drs. P. und F. SARASIN auf Celebes und von G. SCHNEIDER auf Sumatra zusammengebrachten Sammlungen sowie der Ausbeute der Basler Sumbaexpedition 1949. Die in Vitrinen ausgelegten Bälge waren einesteils nach biologischen Gesichtspunkten gruppiert, andererseits gelangten, illustriert von Verbreitungskarten, die zoogeographischen Probleme des Gebietes zur Darstellung. Ein besonderes Ereignis bildete die im Völkerkundemuseum von Prof. A. BÜHLER und seinen Mitarbeitern eingerichtete Spezialausstellung «*Die Bedeutung der Vögel im Leben der Naturvölker*». Von den Jagd- und Fanggeräten, der Verwendung von Knochen, Schnäbeln, Balgteilen und Federn zu den verschiedenartigsten Gebrauchs- und Schmuckgegenständen bis zur künstlerischen Darstellung der Vogelgestalt war ein umfassendes Anschauungsmaterial vereinigt, das in seiner Vielfalt und Farbenpracht wie in seiner gediegenen Darbietung einen tiefen Eindruck hinterliess.

Eine *Ausstellung von Vogelbildern* im ST.-ALBAN-SAAL war vor allem dem Werk von ROBERT HAINARD gewidmet, der neben zahlreichen graphischen Blättern auch einige Skulpturen zeigte. Durch weitere Vogeldarstellungen waren PAUL BARRUEL, WALTER LINSENMAIER und ERNST NYFFENEGGER vertreten, von HEINRICH BRANDENBERGER waren Wandbehänge in Batiktechnik und von ERNST WÄLTI Abbildungen von Vogeleiern zu sehen.

Im Zoologischen Garten war die von Dr. W. Rydzewski, London, aufgebaute Ausstellung «*Geschichte, Methoden und Ergebnisse der Vogelberingung*» untergebracht. Sie gab eine sehr schöne Übersicht der über die ganze Welt verteilten Beringungsstationen, der verschiedenen Markierungssysteme und der um die Beringungsmethode verdienten Forscher. – Der Zoologische Garten selbst bot einen prächtigen Bestand von über 1100 Vögeln in 295 Arten, worunter Kaiser- und Königspinguin, Schuhschnabel, Waldrapp, Felsenhahn, Kolibris und Paradiesvögel.

Die Buchhandlung Wepf & Co. veranstaltete eine Ausstellung über neue ornithologische Literatur und gab dazu einen Katalog heraus.

Eine überaus wertvolle Ausstellung hatte auch das Naturhistorische Museum Bern im Rahmen einer ornithologischen Bücherschau, die dem Besucher eine erstaunliche Fülle bibliophiler Kostbarkeiten bot, vorbereitet: «*Schöne und seltene ornithologische Bücher und Bilderwerke aus der alten und neuen Welt, von* Gesner *und* Naumann *bis zur Gegenwart, aus bernischem Privatbesitz.*» Dr. E. Holzer aus Neuenegg hat gemeinsam mit E. Hänni die Darbietung betreut. Damit verbunden war eine kleinere Ausstellung schweizerischer vogelkundlicher Literatur und eine weitere von exotischen Vogeleiern aus der vom Museum kürzlich erworbenen Sammlung Dr. P. Henrici.

Literarische Gaben: Die Ala, Schweizerische Gesellschaft für Vogelkunde und Vogelschutz, und Nos Oiseaux, Société Romande pour l'Etude et la Protection des Oiseaux, überreichten den Kongressteilnehmern reichhaltige Sondernummern ihrer Zeitschriften «Der Ornithologische Beobachter» und «Nos Oiseaux». Das Naturhistorische Museum Bern schenkte jedem Besucher den schön illustrierten Führer «Der Vogel in Buch und Bild», und am Bankett erhielten die Teilnehmer die Schrift «Der Basler Zoologische Garten, sein Werden und Bestehen».

Die *Finanzierung* des Kongresses konnte dank der weitherzigen Hilfe der baselstädtischen Behörden, verschiedener Basler Firmen und privater Gönner gesichert werden. Die Basler Regierung hat in grosszügiger Weise das Kongressbankett dargeboten und durch eine besondere Spende zur Publikation der «Acta» beigetragen. Von den Teilnehmern selbst wurde eine Kongressgebühr von 30 Franken erhoben. Dank einem Beitrag des Conseil International des Unions Scientifiques war es uns möglich, einigen Referenten die Reisespesen zu vergüten.

Viele Basler Familien haben der Kongressleitung einen unschätzbaren Dienst geleistet, indem sie Zimmer teils unentgeltlich, teils zu billigsten Preisen zur Verfügung stellten und so die Unterkunft sämtlicher Kongressteilnehmer gewährleisteten. Sie haben damit vielen Teilnehmern den Aufenthalt in Basel erst möglich gemacht, aber darüber hinaus hat diese herzliche Gastfreundschaft wesentlich an der freudigen Stimmung mitgeholfen, die den Kongress ausgezeichnet hat, und manche freundschaftliche Verbindungen von bleibendem Wert sind dabei entstanden. Allen Helfern, die so zum Gelingen des Kongresses beigetragen haben, sei hier noch einmal unser herzlichster Dank ausgesprochen.

Unmittelbar vor dem Kongress, vom 23. bis 28. Mai, wurde in Scanfs im Unterengadin eine *Konferenz des Internationalen Vogelschutzkomitees* abgehalten, nachdem deren Europäische Sektion ihre letzte Zusammenkunft im Jahre 1952 in Bologna veranstaltet

hatte. Die Konferenz in Scanfs wurde vom Präsidenten des Komitees, JEAN DELACOUR, geleitet. Als Sekretäre amteten Miss P. BARCLAY-SMITH und M. G. OLIVER. Es nahmen rund 80 Delegierte und Gäste aus 21 Ländern teil. Exkursionen führten ins Val Trupchum bei Scanfs, nach Il Fuorn im Schweizerischen Nationalpark, nach Tarasp und Pontresina. Anschliessend fuhren die meisten Teilnehmer nach Basel zur Eröffnung des 11. Internationalen Ornithologenkongresses.

Ausserhalb der Kongressveranstaltungen fand ferner am Vormittag des 29. Mai ein *Symposium über Muscicapa* unter der Leitung von B. CAMPBELL und L. VON HAARTMAN statt.

Sitzungen des Kongresses

Der Kongress wurde Samstag, den 29. Mai, um 15 Uhr, in der Aula der Universität durch den Präsidenten, Sir LANDSBOROUGH THOMSON, mit folgenden Worten eröffnet:

Mesdames, Messieurs,

J'ai l'honneur de déclarer ouvert le onzième Congrès International d'Ornithologie. C'est un grand plaisir pour ceux d'entre nous qui viennent de l'étranger que ce congrès ait lieu en Suisse, pays bien connu pour la chaude réception qu'il réserve à ses hôtes. Nous sommes heureux d'avoir l'occasion de faire un séjour dans cette belle ville de Bâle et d'y passer une semaine qui promet d'être aussi intéressante au point de vue scientifique qu'agréable en rapports amicaux entre collègues.

Meine Damen und Herren,

Es ist für mich persönlich eine grosse Ehre, Präsident dieses Kongresses zu sein. Weiter ist es mir eine besondere Freude, dass dieser Kongress in der Schweiz stattfindet, denn die Schweiz ist ein Land, das mir durch meine häufigen Besuche und Hochtouren in den Walliser Alpen und dem Berner Oberland sehr ans Herz gewachsen ist. Viele der Kongressteilnehmer werden nach Abschluss unserer Sitzungen in der glücklichen Lage sein, noch mehr von diesem schönen Land, seinem interessanten Tierleben und seinen freundlichen Menschen zu sehen.

Ladies and Gentlemen,

Those of us from other countries must acknowledge at the outset, as we shall again, our great indebtedness to the Swiss authorities and the Swiss ornithologists for the arrangements which they have made for us. These have involved for Professor PORTMANN and his colleagues many months, extending into years, of strenuous preparation. Their labours will, I am confident, ensure the success of the Eleventh International Congress of Ornithology.

Darauf wurden die Namen der Vizepräsidenten der Plenarsitzungen bekanntgegeben: Prof. J. BERLIOZ, Prof. S. HÖRSTADIUS, Prof. O. KOEHLER, Prof. A. H. MILLER, Dr. H. NOLL, Prof. E. STRESEMANN, Dr. R. K. VERHEYEN. Zu Präsidenten der Sektionssitzungen sind ernannt worden: Prof. J. BERLIOZ, Dr. G. C. A. JUNGE, Prof. E. MAYR (Systematik und Evolution); Dr. F. SALOMONSEN, Prof. E. SCHÜZ (Vogelzugforschung); Dr. SALIM ALI, Prof. F. BOURLIÈRE, Dr. L. SCHUSTER, Dr. W. H. THORPE (Biologie und Verhalten); Prof. G. P. DEMENTIEV, Dr. D. LACK, Dr. E. MOLTONI, Dr. J. VAN TYNE (Oekologie und Faunistik); Dr. J. HUXLEY, Dr. S. SCHAUB, Dr. A. WETMORE (Anatomie und Palaeontologie).

Die Eröffnungssitzung wurde eingeleitet durch die Präsidialrede "*The Place of Ornithology in Biological Science*". Darauf sprach U. A. CORTI über «*Die Vogelwelt der Alpen*» und P. GÉROUDET behandelte «*L'évolution de l'avifaune suisse dans la première moitié du XX*e

siècle». Der schöne Farbfilm von H. FRANKE «*Eudromias morinellus als Brutvogel in den Ostalpen*» beschloss die Sitzung.

Drei Vormittagssitzungen waren thematisch geschlossenen Veranstaltungen gewidmet. Sonntags wurden im Rahmen eines Symposiums verschiedene Aspekte des «*sichtbaren Vogelzugs*» behandelt; unter der Leitung von Sir LANDSBOROUGH THOMSON nahmen daran als Referenten H. GEYR VON SCHWEPPENBURG, T. MALMBERG, W. VAN DOBBEN, R. DROST, E. SUTTER, D. LACK, G. KRAMER und K. WILLIAMSON teil. Dienstags gelangten unter Mitwirkung von J. SCHWARTZKOPFF, W. H. THORPE, F. SAUER, E. A. SIMMS und G. F. WADE und E. AELLEN die Leistungen der Schallsinnesorgane und spezielle Probleme der Stimmäusserungen zur Darstellung, und der Mittwochmorgen mit Vorträgen und Filmen von W. J. L. SLADEN, J. SAPIN-JALOUSTRE, J. PRÉVOST und F. BOURLIÈRE galt der Biologie der Pinguine.

In weiteren Plenarsitzungen wurden Hauptvorträge von A. IVANOV über die russische ornithologische Forschung in der Nachkriegsperiode, von E. WOLFF über die Entwicklungsphysiologie der primären Sexualmerkmale bei Vögeln und von H. HOFER über die Kopfmorphologie der Vögel gehalten. Die Schlußsitzung am Samstagmorgen begann mit dem Vortrag des Generalsekretärs über die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem, anschliessend folgten zum Teil durch Filme ergänzte Referate von H. J. FRITH, H. SICK und F. und F. HAMERSTROM.

Insgesamt 77 wissenschaftliche Mitteilungen wurden in 13 zwei- bis dreistündigen Sektionssitzungen vorgetragen, wobei folgende Gruppen gebildet wurden: Oekologie und Faunistik (4 Sitzungen), Systematik und Evolution (3 Sitzungen), Vogelzugforschung (3 Sitzungen), Biologie und Verhalten (2 Sitzungen), Anatomie und Paläontologie (1 Sitzung, anschliessend zwei Demonstrationen von S. SCHAUB und M. REICHEL im Naturhistorischen Museum).

Der Vorführung von Filmen waren drei Abende sowie eine weitere Sitzung der Sektion Biologie eingeräumt. Dazu kamen noch eine Reihe kürzerer und längerer Filmstreifen, die das Vortragsprogramm ergänzten. An den eigentlichen Filmveranstaltungen zeigten: The Massachusetts Audubon Society "*Audubon's America*"; vorgeführt von Miss K. TOUSEY; F. EDMOND-BLANC «*Les Oiseaux de la Pampa en Argentine*»; H. FRANKE «*Rohrnest und Nestbau bei Remiz pendulinus*», «*Am Nest von Panurus biarmicus*»; I. HOMOKI-NAGY «*Dans la forêt des Faucons kobez*»; H. N. KLUYVER «*Die Sumpfohreule*»; R. T. PETERSON "*Birds of the Bering Sea*"; E. QUEENIE "*Sunrise Serenade, Displays of three American Species of Tetraonidae*", vorgeführt von E. MAYR; H. SIELMANN «*Zur Biologie der Spechte*»; P. SCOTT "*A Population Study of the Pink-footed Goose*"; H. TRABER «*Rund um das Rhonedelta*»; E. G. TURBOTT "*Field Study of Notornis*".

Eine 25 Seiten umfassende, vervielfältigte Sammlung kurzer Autorreferate orientierte über den Inhalt der im Programm angezeigten Vorträge, Mitteilungen und Filme und bot damit den Teilnehmern eine Übersicht über die wissenschaftlichen Darbietungen.

Gesellige Anlässe

Am Dienstagnachmittag trafen sich unsere Gäste in freier Zusammenkunft im Zoologischen Garten, wo sie zu einem Tee eingeladen waren. Gleichzeitig fand dort die Eröffnung der interessanten Ausstellung von Dr. RYDZEWSKI über die Vogelberingung statt. Anschliessend begaben sich zahlreiche Teilnehmer zur Vernissage der von H. BRANDENBERGER betreuten Kunstausstellung in den St.-Alban-Saal.

Am Freitagabend versammelten sich an die 500 Gäste zum Schlussbankett, welches die Basler Regierung den Teilnehmern im grossen Saal der Basler Mustermesse offerierte. Im Namen der Kantonsbehörden und der Alma mater entbot der Rektor der Universität Basel, Prof. Dr. J. GANTNER, dem Kongress den Gruss und Dank der durch interkantonale Verpflichtungen an der persönlichen Präsenz verhinderten Regierung. In französischer Sprache begrüsste dann der Präsident der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, Prof. J. DE BEAUMONT, die Anwesenden, zugleich als Vertreter des Bundesrates. Sir LANDSBOROUGH THOMSON dankte am Schlusse den eidgenössischen und kantonalen Behörden für die Gastfreundschaft und den Organisatoren für die wissenschaftliche und gesellschaftliche Vorbereitung des Kongresses. Eine Jodlergruppe mit ihrem Fahnenschwinger sowie die Pfeifer und Trommler einer Basler Fasnachtsclique ernteten ganz besonderen Beifall unserer internationalen Gäste und beendeten den in angeregter und fröhlicher Stimmung verlaufenen offiziellen Kongressabend.

Exkursionen während des Kongresses

Zwei ganztägige Exkursionen wurden in der Kongresswoche durchgeführt. Am Montag fuhren 345 Teilnehmer in einem Extrazug über Luzern nach Alpnachstad und von dort auf den Pilatus. Wohl war die Fernsicht von dräuenden Wolken verhängt, aber gerade diese düstere Bergfahrt ins Reich der Alpendohlen hat einen starken Eindruck hinterlassen. Auch der Aufstieg aus dem vollen Seefrühling in die Vorfrühlingswiesen und in die winterliche Schneeregion wurde für viele zum bleibenden Erlebnis. Die Direktion der Pilatusbahn hat in vorbildlicher und zeitsparender Umsicht die grosse Gästeschar transportiert und durch Zwischenhalte die Ausführung kleinerer Exkursionen ermöglicht, nachdem auf die geplanten längeren Wanderungen infolge der aussergewöhnlichen Schneeverhältnisse verzichtet werden musste. Die anschliessende Seefahrt führte uns im strahlenden Nachmittag an einer kleinen Felsenschwalbenkolonie vorbei nach Luzern, wo uns im Gletschergarten die Regierung, die Ornithologen und die Naturforscher des Kantons empfangen und aufs herzlichste bewirtet haben. Bevor ein Extrazug die Ornithologenschar nach Basel zurückbrachte, begab sich eine Gruppe zum Wasserturm, um die dort ein- und ausfliegenden Alpensegler zu beobachten.

Am 3. Juni startete eine lange Kolonne von Autocars mit 275 Gästen zur Fahrt nach Bern. In strahlendem Sonnenschein empfing uns die beflaggte Bundesstadt, die im Zeichen der «Hospes»-Ausstellung stand. Unter der umsichtigen Führung der Stadtpolizei war es uns trotz des grossen Verkehrs möglich, in geschlossener Autocarkolonne die ganze Altstadt zu besichtigen. Im Naturhistorischen Museum begrüssten uns der Direk-

tor des Museums, Herr Dr. Küenzi, und die Vertreter der Behörden. Anschliessend bot sich Gelegenheit, die ausserordentlich reiche Ausstellung ornithologischer Werke zu besichtigen, die auf den Kongress hin veranstaltet worden war. Nach dem Mittagessen im Kornhauskeller fuhr die grosse Schar durchs Seeland nach Neuchâtel, wo die Aula der Universität mit einer prächtigen Sammlung von Vogelbildern Léo-Paul Roberts geschmückt war. Prof. J. G. Baer begrüsste die Gäste und umriss in packender Darstellung das Lebensbild des Neuenburger Ornithologen Alfred Richard. Auf der «Vue des Alpes» war uns zwar die grosse Aussicht versagt, doch entschädigte der herzliche Empfang der Behörden von Neuchâtel, die uns hier oben bewirten liessen, für den Witterungsumschlag. Die Heimfahrt durch die Freiberge machte vielen Gästen einen besonders starken Eindruck, zeigte sich ihnen doch hier eine Schweizer Landschaft von eigenem Gepräge, die nicht in den allgemeinen Vorstellungen von unserem Lande enthalten ist. Die Fahrt durch die grünen Weiden war ein wundervoller Abschluss dieses reichen Tages.

An den ganztägigen Exkursionen kam vor allem die gesellige Seite zu ihrem Recht, während bei der grossen Teilnehmerzahl die ornithologischen Beobachtungen zwangsläufig in den Hintergrund treten mussten. Für unsere feldornithologisch interessierten Gäste veranstalteten wir deshalb in der Kongresswoche über ein Dutzend Frühexkursionen, die sich trotz dem unsicheren Wetter eines unerwartet regen Zuspruchs erfreuten. In kleinen Gruppen wurden die Teilnehmer mit Autocars zu den günstigsten Exkursionsgebieten in der Umgebung Basels geführt, wobei sie speziell die artenreiche Vogelwelt des Eichen-Hagebuchenwaldes südlich und nördlich der Stadt sowie den Berglaubvogelstandort am Juranordfuss kennenzulernen Gelegenheit hatten. Als Führer amteten E. Aellen, F. Amann, P. Brodmann, H. Feuz, R. Lochbrunner, R. Müller, H. E. Riggenbach, A. Schnüriger, M. Schwarz, Dr. W. Weiss und J. Zellweger.

Spezielle Konferenzen

Internationales Komitee für Vogelberingung: Am Nachmittag des 1. Juni fanden sich etwa zwei Dutzend Kongressteilnehmer als Vertreter der nationalen Beringungsstationen zu einer von Sir Landsborough Thomson geleiteten Sitzung ein. Als Sekretär amtete Dr. A. Schifferli. Dr. W. Rydzewski wurde als Mitglied aufgenommen. Man stellte fest, dass noch nicht alle Beringungsstationen ihre Ringe und Formulare mit den anderen Stationen ausgetauscht haben, wie das in Uppsala vereinbart worden war. Dr. Rydzewski teilte mit, dass er eine bereinigte Liste der Beringungsstationen mit den gegenwärtig geltenden Adressen, Ringinschriften usw. zur Zirkulation vorbereitet habe. Ferner unterbreitete er Vorschläge, welche darauf hinzielen, die Publikation von Ringfunddaten einheitlicher zu gestalten. In Unterstützung dieser Bestrebungen wurde beschlossen, die Vorschläge Dr. Rydzewskis bei den Beringungsstationen zirkulieren zu lassen und von diesen weitere Anregungen sowie Änderungsvorschläge entgegenzunehmen, bevor eine definitive Fassung erstellt und vom Komitee zum allgemeinen Gebrauch empfohlen werde. Anschliessend wurde die Verwendung von Lochkarten für die Katalogisierung der Ringfundmeldungen diskutiert (Dr. Zink). Auch wurde die Wünsch-

barkeit betont, in jedem Lande nur eine Zentralstelle zu bezeichnen, an welche dieses Land betreffende Ringfundmeldungen zu richten wären (Dr. Gudmundsson). Ebenso wurde der Wunsch geäussert, dass mit den Ringfundmeldungen jeweils der zugehörige Originalbrief und – falls vorhanden – der entsprechende Ring der zuständigen Station übermittelt werden möge.

Konferenz über die Klassifikation und Nomenklatur der europäischen Vögel: Am 4. Juni wurde unter dem Präsidium von Dr. G. C. A. Junge eine Sitzung abgehalten, um zu der in europäischen ornithologischen Publikationen zu verwendenden Klassifikation Stellung zu nehmen. Nach ausgiebiger Diskussion einigte man sich auf folgendes Vorgehen:

1. Es wird beschlossen, für die Non-Passeres das Klassifikationssystem von Gadow-Peters anzunehmen.

2. Ferner wird ein europäisches Subkomitee gebildet, welches die Reihenfolge der Ordnungen und Familien der Passeres festzulegen hat. Mitglieder dieses Komitees sind Prof. J. Berlioz, Prof. G. P. Dementiev, Dr. G. C. A. Junge (Präsident), Prof. E. Mayr, R. E. Moreau, Dr. F. Salomonsen und Prof. E. Stresemann.

3. Ein zweites Subkomitee erhält die Aufgabe, Empfehlungen für die Klassifikation und die Anerkennung von Gattungen, Arten und Unterarten auszuarbeiten. Mitglieder dieses Komitees sind Prof. J. Berlioz, Prof. G. P. Dementiev, Col. R. Meinertzhagen, Dr. F. Salomonsen (Präsident), Prof. E. Stresemann und Dr. K. H. Voous. Dr. Ch. Vaurie wird zu einem beratenden Mitglied ernannt für Fragen, in welchen die Sammlungen des American Museum of Natural History in New York konsultiert werden müssen.

Sitzungen und Beschlüsse des Permanenten Exekutivkomitees und des Internationalen Ornithologischen Komitees

Unmittelbar vor Eröffnung des Kongresses am 28. Mai hielt das *Permanente Exekutivkomitee* um 13 Uhr seine erste Sitzung ab, in der mehrere Empfehlungen an das Internationale Ornithologische Komitee vorberaten wurden. Ausser Col. R. Meinertzhagen und Prof. S. Hörstadius waren alle Mitglieder anwesend. Ferner wurden die Vizepräsidenten sowie die Präsidenten der Sektionen für die Dauer der Tagung bestimmt.

Eine zweite Sitzung fand am 1. Juni um 17 Uhr statt, um die Geschäfte der ersten Sitzung zu bereinigen. An dieser Sitzung nahmen alle Mitglieder teil.

In einer dritten Sitzung, am 4. Juni um 16.30 Uhr, wurden die Geschäfte für die abschliessende Zusammenkunft des Internationalen Komitees vorbereitet. Prof. A. Ghigi und M. Delacour konnten nicht teilnehmen.

Das *Internationale Ornithologische Komitee* hat in zwei Sitzungen, von denen die abschliessende vom 4. Juni besonders wichtig war, eine Reihe wichtiger Entscheidungen getroffen. In dieser letzten Sitzung waren 38 Mitglieder, darunter 6 Mitglieder des Permanenten Exekutivkomitees anwesend. Sir Landsborough Thomson präsidierte beide Zusammenkünfte.

1. Das in Uppsala gebildete Internationale Ornithologische Nomenklaturkomitee war neu zu bestellen. Es wurden gewählt: Prof. E. Stresemann (Präsident), Dr. G. C. A. Junge, Prof. A. H. Miller und Dr. F. Salomonsen. Dieses Komitee arbeitet mit der Internationalen Zoologischen Nomenklaturkommission zusammen.

Ausserdem wurden die Empfehlungen, welche die am 4. Juni abgehaltene Konferenz über die Klassifikation und Nomenklatur der europäischen Vögel ausgearbeitet hatte, übernommen (S. 34).

2. Für das Internationale Ornithologische Komitee waren Ergänzungswahlen vorzunehmen. Die auf Seite 44 wiedergegebene Liste der Mitglieder ist in der Sitzung vom 4. Juni einstimmig gutgeheissen worden und gilt bis zum nächsten Kongress.

3. Die Zusammensetzung des Permanenten Exekutivkomitees wurde eingehend besprochen und eine neue Regelung ist angenommen worden:

Das Permanente Exekutivkomitee besteht aus dem vom Internationalen Ornithologischen Komitee für den nächsten (oder gegebenenfalls den tagenden) Kongress gewählten Präsidenten und aus acht weiteren Mitgliedern. Diese werden vom Internationalen Komitee im Hinblick auf ihre wissenschaftlichen Leistungen bestimmt; sie sind als Persönlichkeiten gewählt und nicht als Vertreter einzelner Länder, doch soll aus einem Lande nicht mehr als eines der acht Mitglieder gewählt werden. Keines dieser Mitglieder soll länger als zwei Perioden im Amte sein (wobei als Periode die Zeit vom Ende eines Kongresses bis zum Ende des nächsten gilt), es sei denn, dass ein Mitglied für eine dritte Periode zum Präsidenten des nächsten Kongresses gewählt wird.

Der Generalsekretär des nächsten (oder gegebenenfalls des tagenden) Kongresses wird von demjenigen Lande gewählt, in dem dieser Kongress stattfindet. Er ist Sekretär des Permanenten Komitees, aber nicht Mitglied desselben.

Das Permanente Komitee wurde entsprechend diesen Bestimmungen neu bestellt (S. 44).

4. Das Komitee stimmte ferner dem Vorschlag zu, gemeinsam mit dem Internationalen Komitee für Vogelschutz als Subsektion der Sektion Zoologie der Internationalen Union der Biologischen Wissenschaften beizutreten. (Wir können hier ergänzend beifügen, dass im Februar 1955 Sir Landsborough Thomson und Prof. J. Berlioz unsere Vertretung übernommen haben.)

5. Der Präsident gab zwei Einladungen für den nächsten Kongress bekannt, die von Finnland und von Südafrika dem Komitee zugegangen sind und mit Dank entgegengenommen wurden. Die Durchführung des zwölften Kongresses im Jahre 1958 wurde Finnland übertragen.

6. Mit grossem Beifall wurde Prof. J. Berlioz zum Präsidenten des zwölften Kongresses gewählt.

Exkursionen vor und nach dem Kongress

In der Zeit vom 24. bis 28. Mai und vom 7. bis 19. Juni wurden 16 mehrtägige Exkursionen veranstaltet, die unsere Gäste mit der vielfältigen Natur der Schweiz und ihren charakteristischen Vogelgesellschaften vertraut machen sollten. Die zehn Exkursionsrouten führten vor allem in verschiedene Teile der Alpenregion, ferner in den Jura und in die niedriger gelegenen Gebiete des Mittellandes sowie in die Südwest- und die Südschweiz. Obschon infolge der ungewöhnlich kühlen Witterung im Frühjahr 1954 die Flora der Bergwiesen noch nicht ihre volle Farbenpracht entfaltet und auch das Brutgeschäft der Vögel eine Verzögerung erfahren hatte, zeigten sich die Teilnehmer von den empfangenen Eindrücken hochbefriedigt. Wie wir zahlreichen Zuschriften entnehmen durften, fanden die Bemühungen der Exkursionsleiter, die wesentlich zum Gelingen des feldornithologischen Kongressteiles beigetragen haben, allseitige Anerkennung.

Über den Verlauf der einzelnen Exkursionen und die wichtigsten Beobachtungen mögen einige knappe Angaben orientieren, die auszugsweise den von den Leitern verfassten Berichten entnommen sind. Wie aus diesen hervorgeht, sind fast alle in unserem Lande brütenden Arten nebst einigen gelegentlichen Gästen angetroffen worden, wobei sich die Gesamtzahl der beobachteten Vogelarten auf gegen 170 beläuft.

1. *Ausserberg* (*Wallis*), 24.–28. Mai. Leiter Dr. F. Blatter, E. Hänni und A. Meyer-Tzaut; 19 Teilnehmer.

Das Exkursionsgebiet liegt am südexponierten Hang des Rhonetales, ist ausgesprochen trocken und sonnig und weist neben Kulturland, das seit alters künstlich bewässert wird, relativ unberührte Gebiete auf, bewachsen von der reizvollen Pflanzengesellschaft der Felsenheide und von Gebüschgruppen, an die weiter oben der Nadelwaldgürtel anschliesst. Ornithologisch bietet es auf kurzer Strecke einen Querschnitt von der Hügel- bis zur Schneeregion, auch sind neben alpinen wärmeliebende südliche Arten vertreten, wie *Otus scops*, *Ptyonoprogne rupestris*, *Luscinia megarhynchos*, *Monticola saxatilis*, *Emberiza cia*, *cirlus* und *hortulana*. Ferner kommen alle vier in der Schweiz brütenden Laubsängerarten vor. – Am 24. Mai besammelten sich die Teilnehmer in Bern, besuchten das Naturhistorische Museum und reisten mit der Lötschbergbahn direkt nach Ausserberg. Nach dem Bezug der Quartiere blieb noch Zeit für einen ersten Rundgang. Am 25. Mai Aufstieg über den Hügel von Bielen (*Lullula arborea*, *Emberiza*-Arten) nach dem Alpdörfchen Leiggern (*Monticola saxatilis*, *Aquila*) und weiter durch Föhren- und Lärchenwald auf die Aussichtskanzel «Bitzitorru» (Geisterturm) mit prachtvollem Blick ins wilde Bietschtal. Am 26. Wanderung nach Alp Ranft (*Pyrrhocorax graculus*, *Corvus corax*, *Phylloscopus bonelli*), Weissenboden (*Parus cristatus*, *atricapillus*, *Loxia curvirostra*) und Mäderboden (*Alectoris graeca*, *Carduelis flammea*); in den Felsen unter Grienläger *Prunella collaris* und *Monticola saxatilis*. Das Ziel des dritten Tages waren Grienläger und Rote Kuh (2471 m), wobei Gemsen, *Aquila chrysaëtos*, *Falco subbuteo* und *Lyrurus tetrix* beobachtet wurden. Abends empfing der Gemeinderat die Exkursionsteilnehmer im Gemeindehaus; bei Schützenwein, Jodelvorträgen sowie Begrüssungs- und Dankesreden entstand eine fröhliche Stimmung. Am letzten Tag besuchte die gebirgstüchtigere Gruppe einen Steinadlerhorst in den Felsen hoch über dem Ausgang des Lötschentals, geführt vom Sohn des Wildhüters, W. Heinen, der uns alle diese Tage hindurch ein ortskundiger und dienstfertiger Begleiter gewesen war. Am Spätnachmittag folgte die Weiterreise nach Bern und Basel, womit die von prächtigem Wetter begünstigte Exkursion ihren Abschluss fand. Im gesamten sind 72 Arten beobachtet worden.

2. *Genève et environs*, 24 au 28 mai. Guides P. GÉROUDET et R. HAINARD; 20 participants.

Dans l'après-m'di du 24, une réunion au Buffet de la Gare établit les premiers contacts entre les participants et les organisateurs. Le soir, une réception offerte par Monsieur CHARLES VAUCHER à Cologny permet à nos hôtes de rencontrer les naturalistes genevois. Un temps magnifique favorise les 4 jours d'excursions qui suivent, effectuées en autocar dans les meilleures conditions. Le mardi 25 est consacré au Salève, montagne calcaire dominant la plaine genevoise de ses escarpements. Sur les pâturages et dans les bois du sommet, entre 1200 et 1400 m, les excursionnistes peuvent voir notamment *Milvus migrans*, *Circaëtus gallicus*, *Pernis apivorus*, *Apus melba*, *Turdus torquatus*, *Phylloscopus bonelli*, et admirer la vue splendide sur les Alpes de Savoie et le Mont-Blanc. Le jour suivant est passé dans le Jura français proche de Genève. Au pied de la montagne, dans les prés et les haies d'Allemogne, une faune très abondante de passereaux retient l'attention, et surtout *Sylvia hortensis*, dont deux chanteurs sont repérés, mais se laissent difficilement voir. De 700 à 1400 m le car escalade la route du Col de Crozet, traversant les forêts de hêtres et de sapins. Un groupe de bons marcheurs sous la conduite de R. HAINARD se sépare pour aller observer *Dryocopus martius* à son nid. Les autres ont le bonheur d'observer *Circaëtus gallicus* planant au-dessus de la forêt. Au-dessus de la limite des arbres, dans les gazons richement fleuris du haut Jura, *Anthus spinoletta*, *Oenanthe oenanthe*, *Turdus torquatus*, *Carduelis citrinella*, créent l'ambiance alpestre, rehaussée par une parade nuptiale de *Monticola saxatilis*. Au retour de cette splendide tournée, un couple de *Lanius senator* nous arrête un instant près de Meyrin. Le jeudi de l'Ascension est voué à la campagne genevoise, à ses champs, haies et petit bois. Nous visitons les environs de Cartigny, au bord du Rhône, puis le vallon de l'Allondon, où la chaleur très vive voit les participants patauger dans la rivière. Dans l'après-midi, le car nous emmène jusqu'à Crassier, pour étudier les pics dans une futaie de chênes. Le vendredi 28, l'excursion est limitée à la matinée; elle commence au bord du lac Léman, à la réserve de la Pointe à la Bise, puis visite quelques sites de la campagne où plusieurs nids de passereaux peuvent être montrés. Les participants gagnent Bâle dans l'après-midi, après avoir pu noter en tout 94 espèces d'oiseaux, pour la plupart des espèce d'Europe centrale avec un petit contingent d'oiseaux méditerranéens et alpins.

3. *Gotthardgebiet und Südtessin*, 24.–28. Mai. Leiter Dr. L. HOFFMANN und Dr. E. M. LANG; 26 Teilnehmer. (Bericht siehe unter Exkursion 10.)

4. *Westliches Mittelland und Jura*, 25.–28. Mai. Leiter E. AELLEN; 11 Teilnehmer.

Die Exkursion begann in Solothurn mit dem Besuch der grossen Brutkolonie von *Apus melba* in der Jesuitenkriche unter Führung von H. ARN. Darauf begab man sich zum Storchengehege in Altreu, wo M. BLOESCH über seinen Versuch zur Wiederansiedlung von *Ciconia ciconia* in der Schweiz orientierte, und reiste dann weiter zum Hotel La Sauge am Neuenburger See. Der folgende Tag galt dem Sumpf- und Schwimmvogelreservat «Fanel», das mit seinen Busch- und Auenwaldbeständen, den seichten Uferpartien und ausgedehnten Schilffeldern eine artenreiche Vogelwelt beherbergt (*Anas crecca*, *Anas querquedula*, *Spatula clypeata*, *Aythya fuligula*, *Aythya ferina*, *Ardea cinerea*, *Ardea purpurea*, *Milvus migrans*, *Larus ridibundus*, *Sterna hirundo*, *Parus atricapillus*). Abends brachte der Car die Gesellschaft nach Prêles im Jura (830 m), wo in der Dämmerung *Coturnix coturnix* und eine durchziehende *Tringa nebularia* zu hören waren. Am zweiten Tag wurde von Nods aus der Chasseral (1609 m) bestiegen, wobei der Weg zuerst durch die untere Weideregion (900–1000 m) mit *Anthus trivialis*, *Lanius collurio* und *Emberiza citrinella* führte, dann in den Bergwald (1100–1400 m) mit *Tetrao urogallus*, *Turdus torquatus*, *Certhia familiaris*, *Carduelis citrinella*, *Loxia curvirostra*, *Pyrrhula pyrrhula* und *Nucifraga caryocatactes*, und schliesslich in die obere Weideregion (1400–1600 m), dem Gebiet von *Lullula arborea* und *Oenanthe oenanthe*, auch wurde am quelligen Nordhang neben *Anthus spinoletta* der in der Schweiz seltene *Anthus pratensis* beobachtet. Am letzten Tag ging die Fahrt von Porrentruy über Delle nach Florimont und Courtelevant im Territoire de Belfort. In diesem Teil des Sundgauer Hügellandes nisten *Circus pygargus* und *cyaneus*, deren Brutplätze aufgesucht wurden. Von den weiteren Arten dieses Gebietes seien noch

Pernis apivorus, *Lanius excubitor*, *collurio* und *senator* (Nest mit Gelege) erwähnt sowie als Bewohner der Karpfenteiche *Podiceps ruficollis*, *Rallus aquaticus*, *Gallinula chloropus* und *Fulica atra*. Die Schlussetappe der Reise führte dann durchs Elsass nach Basel.

5. *Bodensee und Nordostschweiz*, 25.–28. Mai. Leiter Dr. H. Noll, H. Minder, ferner im Säntisgebiet R. Bianchi und R. Lehmann; 23 Teilnehmer.

Am frühen Nachmittag des 25. Mai trafen sich die Teilnehmer in Schaffhausen. Sie besichtigten die von C. Stemmler betreute Brutkolonie von *Apus melba* und fuhren dann im Motorboot rheinaufwärts nach Gottlieben, wo ein schöner Gasthof als erstes Nachtquartier bezogen wurde. Am folgenden Tage wurde eine Exkursion in das am deutschen Unterseeufer gelegene Wollmatinger Ried ausgeführt und anschliessend der Vogelwarte Radolfzell im Schloss Möggingen ein Besuch abgestattet. Prof. E. Schüz und Dr. R. Kuhk empfingen uns dort aufs liebenswürdigste, und der Besitzer des Schlosses, Freiherr N. von Bodman, lud die Exkursionsteilnehmer zu einem Tee ein. Es folgte eine weitere Exkursion in die vogelreiche Umgebung, worauf abends der Autocar unsere Gesellschaft nach Rheineck am oberen Ende des Bodensees brachte. Am 27. Mai führte zuerst eine Frühexkursion durch die Auenlandschaft am alten Rhein und zur Brutkolonie von *Sterna hirundo*, während der spätere Vormittag dem Sumpfgebiet des Fussacher und Höchster Riedes gewidmet war. Nachmittags wurde von Rheineck aus die Schwägalp (1380 m) im Gebirgsmassiv des Säntis erreicht. Der Morgen des letzten Tages wurde zu Exkursionen in der Umgebung der Schwägalp, verbunden mit einer Fahrt auf den noch von Schnee bedeckten Säntisgipfel (2504 m) verwendet, worauf nach dem auf Schwägalp eingenommenen Mittagessen die Rückfahrt nach Basel angetreten wurde. Es konnten auf dieser Exkursion, die zwei ganz verschiedene Landschaften berührte, weit über hundert Vogelarten beobachtet werden. Im überaus reichhaltigen Bodenseegebiet interessierten namentlich *Ixobrychus minutus*, *Anas strepera*, *Spatula clypeata*, *Netta rufina*, *Milvus milvus* (mit Horst), *Falco peregrinus*, *Vanellus vanellus*, *Numenius arquata*, *Larus ridibundus*, *Sterna hirundo*, *Streptopelia turtur*, *Upupa epops*, *Lanius senator*, *Phylloscopus bonelli*, um einige der auffälligsten Arten zu nennen; als seltener Durchzügler zeigte sich *Tetrax tetrax*. Der Ausflug nach Schwägalp und auf den Säntisgipfel gab Gelegenheit zur Beobachtung der Bergvogelwelt mit *Dryocopus martius*, *Anthus spinoletta*, *Prunella collaris*, *Turdus torquatus*, *Oenanthe oenanthe*, *Regulus regulus*, *Parus ater*, *cristatus* und *atricapillus*, *Carduelis flammea* und *citrinella*, *Corvus corax* und *Pyrrhocorax graculus*, während *Lyrurus tetrix* und *Tetrao urogallus* ihre Anwesenheit nur durch ferne Rufe verrieten.

6. *Berner Oberland*, 25.–28. Mai. Leiter: Dr. R. Ryser und R. Hauri; 14 Teilnehmer.

Die Teilnehmer trafen sich am 25. Mai vor Mittag in Bern, besuchten das Naturhistorische Museum sowie eine Brutkolonie von *Apus melba* und fuhren dann an den Brienzer See nach Niederried. Von dort erfolgte am andern Morgen der steile Aufstieg zur Stockmädlihütte am Augstmatthorn, wo nicht nur zahlreiche Bergvögel, darunter der Alpenmauerläufer, sondern auch Gemsen mit spielenden Jungen, Steinböcke und Fuchs aufs schönste zu beobachten waren. Bei der Stockmädlihütte hatten die Teilnehmer ferner die einzigartige Gelegenheit, dem Brennen und Abtransport fünf frisch eingefangener Steinböcke beizuwohnen. Während des Aufenthalts am Augstmatthorn beteiligte sich W. Schindelholz als weiterer ortskundiger Begleiter an der Exkursion. Am Vormittag des 27. Mai kehrte man nach Niederried zurück, fuhr über Spiez nach Mülenen und bestieg dort die Niesenbahn. Auf dem Niesen (2367 m) fanden insbesondere die brütenden Alpendohlen, die Alpenbraunellen und nicht zuletzt die prächtige Rundsicht besondere Beachtung. Der vierte Tag der von bestem Wetter begünstigten Exkursion war weiteren Beobachtungen auf dem Niesen und während des Abstiegs nach Mülenen gewidmet, anschliessend folgte eine Dampferfahrt auf dem Thuner See zu den Beatushöhlen und nach Sundlauenen (Felsenschwalbenkolonie), und gegen Abend erreichte man Thun, von wo die Teilnehmer zum Kongress in Basel fuhren. Nachstehend die wichtigsten, im Verlaufe der Exkursion beobachteten Vogelarten: *Mergus merganser*, *Aquila chrysaëtos*, *Milvus migrans*, *Pernis apivorus*, *Apus melba*, *Ptyonoprogne rupestris*, *Anthus spinoletta*, *Cinclus cinclus*, *Prunella collaris* und *modularis*, *Turdus torquatus*, *Monticola saxatilis*, *Phylloscopus bonelli*, *Tichodroma muraria*, *Carduelis flammea* und *citrinella*, *Emberiza cia*, *Montifringilla nivalis*, *Pyrrhocorax graculus*, *Corvus corax*.

7. *Vallée de Bagnes (Valais).* a) 7 au 12 juin. Guides Dr CH. CHESSEX, J. P. RIBAUT, M. GODEL et M. NICOLLIER (chef garde-chasse du District Franc Fédéral du Mont Pleureur); 29 participants. b) 14 au 19 juin. Guides J. P. RIBAUT et M. DESFAYES; 12 participants.

Le premier jour les participants ont gagné le village de Verbier (1400 m) où ils ont été hospitalisés pour la durée de leur séjour. Bien que les conditions météorologiques n'étaient pas absolument idéales, elles ont toutefois permis de réaliser le programme prévu. Deux jours ont été consacrés aux excursions dans les environs pour lesquelles se formèrent trois groupes. Les régions visitées furent: Mondzeu, environs de Verbier-station; Les Pathiers, St-Christophe; Clambin; Les Esserts, la Forêt carrée; le Col de la Croix de Cœur, les Etablons; la région de Pierre à voir; les Ruinettes, l'Alpe de la Chaux, la cabane du Mont-Fort. En outre, deux excursions en auto-car furent organisées, l'une dans la réserve d'Aï, en-dessus de Leysin, l'autre à Louvie, en-dessus de Fionnay, avec comme objectiv principal l'observation de *Tichodroma muraria* respectivement celle des Bouqetins, *Capra ibex*, de la colonie du Mont Pleureur. Parmi les observations dignes d'intérêt faites au cours de cette excursion, il convient de mentionner la découverte, par notre jeune guide JEAN-PIERRE RIBAUT, d'un jeune Coucou, *Cuculus canorus*, dans un nid de Bruants fous, *Emberiza cia*. C'est la première fois qu'un nid de cette espèce a été trouvé parasité par le Coucou. En outre, on a pu voir des nids de *Monticola saxatilis*, *Saxicola rubetra*, *Anthus trivialis*, *Emberiza hortulana* et *Alauda arvensis*. Dans l'ensemble 67 espèces d'oiseaux ont été notées, parmis lesquelles nous ne citerons que *Lyrurus tetrix*, *Lagopus mutus*, *Alectoris graeca*, *Ptyonoprogne rupestris*, *Prunella collaris*, *Montifringilla nivalis* et *Pyrrhocorax pyrrhocorax*.

8. *Lötschental (Wallis).* a) 7.–12. Juni. Leiter W. THÖNEN und E. WÄLTI; 22 Teilnehmer. b) 14.–19. Juni. Leiter G. DE CROUSAZ; 11 Teilnehmer.

Am ersten Tag Ankunft der Teilnehmer in Goppenstein, wo eine kurze Exkursion in die Umgebung ausgeführt wurde (*Ptyonoprogne rupestris*, *Emberiza cia*). Darauf Fahrt im Postauto nach Ried und Fusswanderung nach Fafleralp. Das 1800 m hoch gelegene Hotel diente für die ganze Dauer der Exkursion als Standquartier und Ausgangspunkt für die halb- und ganztägigen Ausflüge. Diese führten zum Grundsee, Guggisee, Langgletscher, ins äussere und innere Faflertal (Steinadlerhorst), auf Gletscheralp und über Schwarzsee und Tellialp zur Weritzalp (2300 m). Das Vogelleben war infolge des langanhaltenden Winters etwas spärlicher als in anderen Jahren, doch wurden immerhin 55 Arten beobachtet, von denen folgende erwähnt seien: *Alectoris graeca*, *Dryocopus martius*, *Phylloscopus bonelli*, *Prunella collaris*, *Carduelis citrinella*, *Montifringilla nivalis*. An Nestern, meist noch Gelege enthaltend, wurden gefunden: *Aquila chrysaëtos*, *Parus cristatus*, *Parus atricapillus*, *Certhia familiaris*, *Oenanthe oenanthe*, *Saxicola rubetra*, *Phoenicurus ochruros*, *Turdus viscivorus*, *Turdus ericetorum*, *Turdus torquatus*, *Monticola saxatilis*, *Prunella modularis*, *Regulus ignicapillus*, *Anthus trivialis*, *Anthus spinoletta*, *Fringilla coelebs* und *Carduelis flammea*.

9. *Oberhasli (Berner Oberland)*, 7.–12. Juni. Leiter H. ARN; 15 Teilnehmer.

Von Meiringen (600 m) wurde am Nachmittag des ersten Tages das Standquartier im Hotel Schwendi (800 m) zu Fuss erreicht (unterwegs *Serinus serinus*, *Lanius senator*, *Aquila chrysaëtos*). Die Exkursion vom 8. Juni führte über Geissholz nach Innertkirchen und ins Urbachtal. An einer Stelle waren alle vier *Phylloscopus*-Arten, im Talboden *Acrocephalus palustris*, an einer Felswand die Brutstellen von *Delichon urbica*, *Ptyonoprogne rupestris* und *Apus melba* sowie in der Nähe *Monticola saxatilis*, *Corvus corax* und *Pernis apivorus* zu beobachten. Auf dem Rückweg wurde in Meiringen die reichhaltige Vogelsammlung von H. LANZ besichtigt; sie enthält viele interessante Arten aus der Gegend. Am folgenden Tag fuhr die Gesellschaft mit der Post nach Rosenlaui (1320 m) und Schönenbühl (1750 m), ins Gebiet des Bergwaldes und der blumenübersäten Alpweiden (Gemsen, *Cuculus canorus*, *Cinclus cinclus*, *Prunella collaris*, *Turdus torquatus*, *Monticola saxatilis*, *Anthus spinoletta*, *Parus cristatus* und *atricapillus*, *Loxia curvirostra*, *Carduelis citrinella* und *flammea*, *Montifringilla nivalis*). Am 10. Juni wurde über Seilialp und Kaltbrunnenalp (1850 m) ein alpines Hochmoor aufgesucht, wobei zu den am Vortag beobachteten Arten *Sylvia curruca*

Muscicapa hypoleuca, *Carduelis spinus*, *Nucifraga caryocatactes* und andere kamen. Die letzte Exkursion in die Alpregion am 11. Juni führte nach der Geissholzhütte (1955 m), Rufenen und Rosenlaui. Auf nahezu 2000 m wurde ein Paar *Alauda arvensis* angetroffen, auch *Oenanthe oenanthe* zeigte sich und ein Nest von *Anthus spinoletta* wurde gefunden. Vor der Abreise nahmen am 13. Juni noch einige Teilnehmer an einem Rundgang durch die Umgebung von Meiringen teil und sahen dort *Emberiza hortulana* und an der Falchernfluh die Brutkolonie von *Apus melba*. Die Zahl der während der Exkursion beobachteten Arten beträgt 82. Als wertvoller Helfer begleitete Herr FLÜCKIGER die Exkursion, während von den Meiringer Ornithologen Herr KUNZ am Ausflug vom 10. Juni teilnahm und H. LANZ am Abend desselben Tages über seine Beobachtungen aus dem Oberhasli berichtete.

10. *Gotthardgebiet und Südtessin*, 7.–12. Juni. Leiter Dr. L. HÖFFMANN und H. E. RIGGENBACH, M. SCHWARZ und Prof. B. BAUR-CELIO, H. SUTER und R. LEHMANN; 68 Teilnehmer. Die Exkursion wurde in drei parallelen Gruppen geführt, die etwas verschiedene Routen einschlugen. Der nachstehende Bericht folgt dem von der Gruppe BAUR-SCHWARZ eingehaltenen Weg.

Am Nachmittag des ersten Tages brachte der Car die Teilnehmer von Andermatt nach Realp (1400 bis 1500 m) und wieder zurück. Im noch kahlen Gebüsch der Überschwemmungszone der Reuss war neben *Saxicola rubetra*, *Sylvia borin* und *Sylvia communis* auch *Acrocephalus palustris* singend festzustellen, ferner *Carduelis flammea*. Die nassen Wiesen und Weiden mit den prachtvoll gelbleuchtenden Sumpfdotterblumen waren von *Anthus spinoletta* belebt, auf den Steinblöcken hielten sich *Phoenicurus ochruros* und *Oenanthe oenanthe* auf und an der stark strömenden Reuss *Motacilla cinerea* und *Cinclus cinclus*. Ein kleiner Trupp Rothirsche (*Cervus elaphus*), der auf eiliger Flucht die Weide überquerte, bildete eine besondere Überraschung in diesem waldarmen Tal. Im Lawinenschutzwald von Hospental sang *Regulus ignicapillus*, auch war zahlreich ein den ausländischen Gästen völlig fremder *ief*-Ruf von *Fringilla coelebs*-♂♂ zu vernehmen. Folgenden Tags fuhr die Gesellschaft zunächst in die alpine Weide- und Felslandschaft des Nätschen (1800 bis 2000 m) am Oberalppass mit *Prunella collaris*, *Monticola saxatilis*, *Montifringilla nivalis* und *Pyrrhocorax graculus*. Das Vorkommen von *Alauda arvensis* und *Carduelis cannabina* zeigte, dass auch Vögel der Ebene sehr hoch ins Gebirge hinaufsteigen. Weitere Bergvögel waren bei einigen Zwischenhalten auf der Fahrt über den Gotthard (2094 m) ins Tessin und bei der mittäglichen Rast am Rande eines alpinen Nadelwaldes bei Airolo zu beobachten, wobei auch ein Nest von *Carduelis citrinella* gezeigt werden konnte. An einem Granitsteinbruch im Tessintal bot sich Gelegenheit, die beiden wärmeliebenden Felsvögel *Monticola solitarius* und *Ptyonoprogne rupestris* zu sehen.

Am dritten Tag führte ein Ausflug von Tesserete durch Kulturland mit Wiesen und Obstbäumen, Äckern und Weinbergen zu dem von Birken, Besenginster und Adlerfarn durchwachsenen Kastanienwald am Monte Bigorio, dem Tessiner Brutbiotop von *Muscicapa albicollis*. Hier fiel auch der ungemein variationsreiche Gesang der häufigen *Sylvia atricapilla* auf. In der Gebüschzone oberhalb des Waldes und auf den Wiesen- und Weidegebieten bis zum Gipfel des Monte Bigorio (1188 m) trafen wir *Lullula arborea*, *Monticola saxatilis* (mit Nest), *Saxicola torquata*, *Emberiza cia* und einige Raubvögel. Am nächsten Tag wurde das Mendrisiotto, der südlichste Teil des Kantons Tessin, besucht (*Streptopelia turtur*, *Circaëtus gallicus*, *Luscinia megarhynchos*, Mischlinge von *Corvus corone corone* und *cornix*), verbunden mit einer Fahrt auf den Monte Generoso. Während die bisherigen Tessiner Exkursionsziele eine eher arten- und individuenarme Avifauna aufwiesen, waren die am fünften Tag von Magadino aus begangenen Deltagebiete des Tessin und der Verzasca wesentlich reicher besiedelt. Von den über 50 festgestellten Arten seien erwähnt: *Ardea purpurea*, *Ixobrychus minutus*, *Milvus migrans*, *Pernis apivorus*, *Charadrius dubius*, *Actitis hypoleucos*, *Larus argentatus*, *Riparia riparia*, *Locustella luscinioides*, *Acrocephalus arundinaceus*, *scirpaceus* und *palustris*, *Sylvia borin* und *atricapilla*, *Regulus regulus*, *Motacilla flava*. In Weidengebüschen, weit von Siedlungen entfernt, hielt sich *Passer domesticus italiae* auf, und ungewöhnlich häufig zeigte sich, wie in andern Gebieten des Südtessin, *Lanius collurio*. Nach dem von einer Parallelgruppe in der Tessinschlucht Dazio Grande *Tichodroma muraria* gesehen worden war und einige unserer Exkursionsteilnehmer auf einer privaten Erkundungsfahrt auch seine Niststelle entdeckt hatten, wurde am letzten Tag die Heimreise in Rodi-Fiesso zur Beobachtung des Mauerläufers unterbrochen. So bot sich uns die



Männchen des Dreizehenspechtes *(Picoïdes tridactylus alpinus)* beim Füttern eines fast flüggen Jungen.
Val Trupchun (1850 m), Graubünden, 9. Juli 1954.

(Aufnahme von Andreas Pedrett, St. Moritz) *(Siehe Kongressexkursion 11)*



Dreizehenspecht *(Picoïdes tridactylus alpinus)* an der in einer Arve *(Pinus cembra)* angelegten Bruthöhle
Val Trupchun (1850 m), Graubünden, 7. Juli 1954.

(Aufnahme von Andreas Pedrett, St. Moritz)

(Siehe Kongressexkursion II)

Gelegenheit, den prächtigen Vogel in seinem gaukelnden Schmetterlingsflug, beim Klettern an den dunkeln, feuchten Felswänden und beim Einflug in die Nisthöhle an einer hohen Stützmauer bewundern zu können, ein Erlebnis, das wohl für die meisten Teilnehmer nicht nur das Ende, sondern die Krönung der Exkursion bedeutete. Insgesamt wurden 104 Arten beobachtet, denen noch die von einer andern Gruppe bei Gandria festgestellte *Hippolais polyglotta* und einige weitere beizufügen wären. Über die wichtigsten Ergebnisse der Tessiner Exkursionen hat L. Hoffmann (1955, Orn. Beob. 52, S. 11–15) ausführlich berichtet.

11. *Schweizerischer Nationalpark, Unterengadin.* a) 7.–12. Juni. Leiter Dr. A. Schifferli und Dr. D. Burckhardt; 27 Teilnehmer. b) 14.–19. Juni. Leiter Dr. E. Sutter und Dr. D. Burckhardt; 23 Teilnehmer.

Als Standquartier diente das im Zentrum des Parkes an der Ofenpaßstrasse gelegene Hotel Il Fuorn (1800 m). Von diesem Ausgangspunkte führten die Exkursionen in die aus Bergföhren, Lärchen und Arven bestehenden, ausgedehnten Wälder der Umgebung bis zur Baumgrenze in 2250 m Höhe, von dort in den schmalen Gürtel der Legföhren und in die alpine Rasenregion hinauf, wo wir noch Schnee und viel Schmelzwasser trafen. Den höchsten Punkt erreichten wir auf dem Gipfel des Munt la Schera (2586 m). In der Regel wurden jeweils zwei Exkursionsgruppen gebildet, so dass die Teilnehmer zwischen einem leichten und einem etwas anstrengenderen Ausflug wählen konnten. Das recht trockene Gebiet des Nationalparkes wies speziell in diesem verspäteten Frühling eine verhältnismässig spärliche Avifauna auf, doch hatten auch so die Teilnehmer Gelegenheit, die Mehrzahl der charakteristischen Bergvogelarten kennenzulernen. Neben der wilden Landschaft mit den von Lawinenzügen durchbrochenen, fallholzreichen Wäldern und dem farbenprächtigen Frühjahrsflor der Alpweiden fesselte besonders der reiche Wildbestand mit Gemse, Hirsch, Reh, Murmeltier und Fuchs. Zwei im Postauto unternommene Exkursionen führten in das 1200 bis 1600 m hoch gelegene Haupttal des Engadins. Ziel der ersten Fahrt war der klimatisch begünstigte Talabschnitt zwischen Zernez und Schuls mit seiner vom Parkgebiet wesentlich verschiedenen Vogelwelt, was namentlich im häufigen Auftreten von *Emberiza hortulana* und im Vorkommen von *Sturnus vulgaris* und *Upupa epops* in Höhenlagen bis 1400 m zum Ausdruck kam. In Tarasp wurden wir von Herrn Fanzun durch die Räumlichkeiten des mächtigen Schlosses und an den bekannten Nistplatz eines Paares von *Pyrrhocorax pyrrhocorax* geführt, das dort Jahr für Jahr seine Brut in einer schmalen Fensternische aufzieht. Ein weiteres Paar dieser schönen Vögel konnte in der Ruine Steinsberg bei Ardez beobachtet werden. Der zweite Ausflug galt der Gegend von Scanfs und war mit einem Besuch der Biologischen Station der Eidgenössischen Technischen Hochschule zur Untersuchung des Lärchenwicklers (*Somasia diniana*) in Zuoz verbunden. Von Scanfs, wo an der Sonnenhalde des Tales *Monticola saxatilis* brütete, wanderten wir durch prächtige Lärchen- und Fichtenwälder ins Val Trupchun an der Südwestecke des Nationalparks. Wir wussten dort eine Bruthöhle von *Picoïdes tridactylus;* der seltene Specht liess sich zur Freude der Teilnehmer aus nächster Nähe und in aller Musse betrachten und photographieren. Anschliessend beobachteten wir noch die an den felsigen Hängen ob Chanels stationierte Steinwildkolonie. Im ganzen sind 76 Vogelarten angetroffen worden.

A. Portmann, *E. Sutter* und *M. Nadolny*

Decisions
of the International Ornithological Committee

The International Ornithological Committee came to some important decisions during two meetings, of which the last one on 4th June, 1954, was especially important. At this meeting 38 members, including 6 members of the Permanent Executive Committee, were present. Sir LANDSBOROUGH THOMSON presided over both meetings.

1. – (a) The *International Ornithological Committee on Nomenclature* appointed at the Xth Congress in Uppsala was reconstituted as follows: Prof. E. STRESEMANN (President), Dr. G. C. A. JUNGE, Prof. A. H. MILLER and Dr. F. SALOMONSEN (Members). This Committee cooperates with the International Commission on Zoological Nomenclature.
(b) The suggestions made by the Conference on Nomenclature and Classification of European Birds were adopted (see below).

2. – In respect of filling vacancies in the membership of the *International Ornithological Committee*, the Executive Committee's recommendations were adopted. The list of members (see below) was approved unanimously at the meeting on 4th June and will remain effective until the next Congress.

3. – The composition of the *Permanent Executive Committee* was discussed and a new rule was adopted as follows:
The Permanent Executive Committee consists of the person elected by the International Ornithological Committee to be President of the Congress next to be held (and eventually in actual session), and of eight other members elected by the International Ornithological Committee in respect of their scientific distinction. Among these eight other members, not more than one shall be elected from any country; but they shall be elected as individuals and not as nominated representatives of their respective countries. None of the members shall serve successively during more than two periods (reckoning a period from tne end of one Congress until the end of the next), unless during a third successive period he is the person elected as President.
The Secretary-General of the Congress next to be held (and eventually in actual session), appointed by the country in which the Congress is to take place, shall be secretary of the Committee but not a member of it.
The Permanent Executive Committee was reconstituted in according with this new rule (see below).

4. – The Committee also accepted a proposal that, jointly with the International Committee for Bird Preservation, it should become a *Sub-Section of the Section of Zoology of the International Union of Biological Sciencies*. (In February 1955 Sir LANDSBOROUGH THOMSON and Prof. J. BERLIOZ became the Committee's representatives.)

5. – The President reported that invitations for the next Congress had been received from Finland and South Africa. It was decided to hold the XIIth Congress in Finland in 1958.

6. – Professor J. BERLIOZ was elected with acclamation to fill the Presidential Chair of the XIIth Congress.

Conference on Nomenclature and Classification of European Birds

A meeting took place at Basel on 4th June, 1954, to ascertain the opinion of ornithologists regarding the method of classification to be followed by European ornithological publications. (Chairman: Dr. G. C. A. JUNGE.)

1. – It was decided to adopt the GADOW-PETERS system of classification in so far as Non-Passerines are concerned.

2. – It was further decided to form an European Sub-Committee to *decide* the sequence of Orders and Families within the Passerines.

Members of this Committee are: Prof. J. BERLIOZ, Prof. G. P. DEMENTIEV, Dr. G. C. A. JUNGE (chairman), Prof. E. MAYR, R. E. MOREAU, Dr. F. SALOMONSEN, Prof. E. STRESEMANN.

3. – It was further decided to form a second Sub-Committee to *advise* on the classification and recognition of Genera, Species and Subspecies.

Members of this Committee are: Prof. J. BERLIOZ, Prof. G. P. DEMENTIEV, Col. R. MEINERTZHAGEN, Dr. F. SALOMONSEN (chairman), Prof. E. STRESEMANN, Dr. K. H. VOOUS; Dr. CH. VAURIE was appointed to advise on questions involving reference to material in the American Museum of Natural History, New York.

THE PERMANENT EXECUTIVE COMMITTEE 1954–1958

Permanentes Exekutivkomitee – Comité Exécutif Permanent

President: Prof. J. Berlioz, Paris.
Members: Dr. Salim Ali, Bombay, R. D. Etchécopar, Paris, Prof. S. Hörstadius, Uppsala, Dr. G. C. A. Junge, Leiden, Dr. G. Kramer, Wilhelmshaven, Prof. A. H. Miller, Berkeley, Prof. A. Portmann, Basel, Sir Landsborough Thomson, London.

THE INTERNATIONAL ORNITHOLOGICAL COMMITTEE

Internationales Ornithologisches Komitee – Comité Ornithologique International

Argentina: Dr. J. Casares.
Australia: Dr. D. L. Serventy.
Belgique: L. Lippens, Dr. R. Verheyen.
Brasil: Dr. O. M. de Oliveira Pinto.
Canada: H. Lloyd, L. L. Snyder.
Chile: Dr. R. A. Philippi.
Colombia: Dr. A. Dugand.
Denmark: Dr. B. H. O. F. Løppenthin, Dr. K. Paludan, Dr. F. Salomonsen.
Deutschland: Prof. R. Drost, Prof. H. Freiherr Geyr von Schweppenburg, Prof. O. Koehler, Dr. G. Kramer, Dr. R. Kuhk, Prof. A. Laubmann, Dr. W. Meise, Prof. B. Rensch, Prof. E. Schüz, Dr. h. c. L. Schuster, Prof. E. Stresemann.
Espagne: Dr. F. Bernis.
Finland: Prof. P. Palmgren, Prof. I. Välikangas.
France: Prof. J. Berlioz, Dr. G. Bouet, Prof. F. Bourlière, Dr. J. Dorst, P. Engelbach, R. D. Etchécopar, Prof. H. Heim de Balsac, Ch. Jouanin, N. Mayaud, G. Olivier.
Great Britain: Miss P. Barclay-Smith, J. Fisher, Dr. J. Huxley, Dr. D. Lack, J. D. Macdonald, Col. R. Meinertzhagen, Dr. R. E. Moreau, G. Mountfort, E. M. Nicholson, P. Scott, Sir Landsborough Thomson, Dr. W. H. Thorpe, Prof. V. C. Wynne-Edwards.
Hungary: Dr. A. Keve.
Iceland: Dr. F. Gudmundsson.
India: Dr. S. Ali.
Italia: Prof. A. Ghigi, L. Leporati, Dr. E. Moltoni, Prof. A. Toschi.
Japan: Dr. N. Kuroda, Dr. T. Udagawa, Dr. Y. Yamashina.
Kenya Colony: J. G. Williams.
Malaya: C. A. Gibson-Hill.
Netherlands: Prof. L. F. de Beaufort, P. A. Hens, Dr. G. C. A. Junge, Dr. H. N. Kluijver, Prof. G. J. van Oordt, Prof. K. H. Voous.
New Zealand: Dr. R. A. Falla.
Norway: Dr. Y. Hagen, H. Holgersen.
Österreich: Prof. K. Lorenz, Dr. M. Sassi.
Schweiz: P. Géroudet, Dr. H. Noll, Prof. A. Portmann, Dr. A. Schifferli.
South Africa: Lieut.-Col. J. Vincent.
Sweden: Dr. S. Bergman, Count Nils Gyldenstolpe, Prof. S. Hörstadius, Dr. G. Rudebeck, Dr. G. Svärdson.
Union des Républiques Socialistes Soviétiques: Prof. G. P. Dementiev, Prof. N. Gladkov, Dr. A. Ivanov.
United States of America: Prof. A. A. Allen, Dr. J. P. Chapin, Dr. H. G. Deignan, J. Delacour, Dr. H. Friedmann, Prof. G. H. Lowery, Prof. E. Mayr, Dr. A. H. Miller, Dr. R. C. Murphy, Dr. R. T. Peterson, Dr. A. L. Rand, Dr. W. E. C. Todd, Dr. J. Van Tyne, Dr. A. Wetmore.
Venezuela: Dr. W. H. Phelps.

I.

GENERAL LECTURES

HAUPTVORTRÄGE

CONFÉRENCES PRINCIPALES

The Place of Ornithology in Biological Science

Presidential Address

Sir A. Landsborough Thomson

London

The strong aesthetic appeal of birds to human sentiment, and the recreational element in much of our field study of their lives, often distract attention from the fact that ornithology is a serious branch of science; that it is a section of zoology, itself one of the great divisions of general biology.

This ambivalence, so to speak, is reflected in the different types of ornithologist which make up a company such as we have here assembled. We have the professional zoologist specialising in the study of the Class Aves, either broadly or from some particular angle. It is true that these were for a time rather few, when morphology was the predominant line and the relative lack of diversity among birds made them less rewarding than many other groups. That very circumstance, however, gave the serious non-professional student one of his best opportunities for contributing to the advancement of knowledge, and magnificently has that opportunity been taken. Beyond these again are the less ambitious amateurs, who are content to contribute to the scientific aspect in a small way or simply to remain on the fringe of science and to watch birds for the pleasure which it gives them. One of the triumphs of ornithology has surely been the way in which all these have worked together and have been mobilised for a common scientific purpose.

The Ornithological Contribution to Biology

Furthermore, that purpose has been rich in achievement. It is nevertheless not always realised, even among ourselves, that the contributions of ornithology to general biology have been immense; that, along several lines in the advance of biological

knowledge, ornithology has taken a leading part and sometimes the greatest part of all. To develop that theme, although necessarily by example rather than in comprehensive review, is the first aim of this address.

Embryology · Genetics · Physiology · Morphology

We may begin by taking brief notice of certain branches of biological work which have been greatly concerned with birds without being a part of ornithology in the ordinary sense. Our knowledge of the embryology of vertebrate animals is based to a large extent on work in which the developing embryo of the domestic fowl has been the material of study. We can, however, scarcely claim the credit for ornithology. And it would be even more far-fetched to include the fact that pathologists have in recent years found the embryo in the developing hen's egg to be the "experimental animal" of choice in the cultivation of some infective viruses.

In much experimental work in modern genetics, also, birds have been the subjects of study. Here the fact that the investigators have been concerned with birds throughout life, and often with different species of birds, does bring their work nearer to our own studies.

Birds have similarly been the subjects of much physiological research, notably with regard to sex hormones. In this case we can point to one striking example in which the advance in knowledge has come definitely from the ornithological side, and indeed almost incidentally from work undertaken for a primarily ornithological purpose. The reference is of course to the experiments of ROWAN (1926, 1929, etc.), directed to elucidation of the proximal stimulus to the migration of birds in autumn. These demonstrated that birds could be brought into the reproductive state, out of the proper season, by artificially increasing the length of day. This was the original discovery of the effect of light on the endocrine system of animals, and it is accepted as such by physiologists. It has been followed up by the physiologists with important results; and also in the ornithological field itself. The significant point for our present purpose is that an ornithological discovery has not only contributed to the general advance of our subject as a branch of biology, but has valuably assisted progress in another branch at the same time.

On the morphological side, there has of course been a vast amount of work on the anatomical structure and development of birds. This has contributed both to ornithology and to comparative anatomy in its wider aspects. It is indeed a classical field, but one which has been by no means exhausted at the present day. As a single modern example, the work of PORTMANN (1946–47) on the development of the central nervous system in birds may be appropriately cited on this occasion.

The New Systematics

Turning to one of the more general divisions of ornithological work, we may begin by recalling that it was his discovery of what we think of now (cf. LACK, 1947) as DARWIN's Finches, the Geospizidae of the Galapagos Islands, that led CHARLES DARWIN (1845) to give his first public indication of the views which eventually changed not only

the outlook of biology but the whole trend of human thought: – "Seeing this gradation and diversity of structure in one small, intimately related group of birds, one might really fancy that from an original paucity of birds in this archipelago, one species had been taken and modified to different ends." And in the great work in which DARWIN (1859) published his developed thesis, the first chapter deals largely with the varieties of the domesticated pigeon.

Coming to more recent times, we find abundant grounds for the assertion that the systematic study of birds has played a leading part in advancing the understanding of evolutionary processes and particularly of the manner in which new species originate. MAYR (1942) attributes this to the fact that "there is little doubt that birds are better known taxonomically than any other class of animals and that in consequence taxonomic interpretation in ornithology has reached a degree of refinement which is not equalled in any other group."

He distinguished three stages in the development of taxonomic work. The first is analytical, and is concerned with the identification of species and infraspecific forms. To identification, nomenclature is an indispensable adjunct – even although one may occasionally detect attempts by the nomenclatorial tail to wag the taxonomic dog! The second stage is synthetic and is concerned with classification, that is the arrangement of the identified forms in phylogenetic groups. The third stage may be called the phase of interpretation: it is, as MAYR says, concerned with the study of species formation and the factors playing a part in evolution. This third stage constitutes the new systematics: it has proceeded beyond the cataloguing of morphological types and takes account of ecological, geographical, genetic and other factors.

This advance rests, of course, on the broad shoulders of the older ornithological systematists, working in the Linnean tradition. It was from their labours that emerged the recognition of the essential fact that many species of birds are polytypic; that is, that they are divisible into more or less distinct subspecies or races. One says "more or less", because in some cases we have clearly distinguishable extremes connected by continuous intergradation, constituting what HUXLEY (1939) has usefully named a "cline".

This recognition of the polytypic nature of many species led to the valuable hypothesis of KLEINSCHMIDT (1900) of the *Formenkreis*, as he called it, with its geographical representatives throughout the range. It is significant, however, that this term and also the term *Rassenkreis*, which to some extent replaced it, have ceased to be necessary: what has happend is that our concept of a species has itself changed, from something absolutely fixed to something much more fluid, in harmony with our now greater knowledge.

Since the beginning of the present century the separation of racial forms has proceeded apace, if sometimes with exaggerated zeal. Of the many who have contributed to this phase, HARTERT (1903–1938) may be named as outstanding; and the great work of PETERS (1931 *et seq.*) has brought the results together, in so far as he was able to complete it.

This detailed taxonomic information in turn made it possible for ornithologists to lead biological progress in the interpretation which followed. Before this could fully

develop, however, it was necessary for systematists to go increasingly into the field for essential data which their museum collections did not provide, because morphological characters alone did not suffice to unravel many complicated relationships. One may instance the journeys of LYNES (1930) into all parts of Africa to ascertain the facts of habits and voice that were necessary for an understanding of the genus *Cisticola*.

It was WHITMAN (1919) who first pointed out the taxonomic value of certain highly stereotyped forms of behaviour in birds; and as TINBERGEN (1951*a*) has said, "it is only for practical reasons that taxonomy is based primarily on morphological characters". These practical reasons inevitably tie the ultimate identification, and the concomitant nomenclature, to the museum specimen; but the ecological factors and ethological characters observable in the field are essential for a full understanding. On this point one may quote a systematist, TICEHURST (1938), who said:–"It seems that the genus *Phylloscopus* is differentiated from *Sylvia* more by the habits and breeding economy than by any structural differences."

The phase of interpretation goes further than this, and invokes genetic factors to explain the evolution of racial forms and, from these, of the more distinctly separable categories to which we accord specific rank. In this work RENSCH (e.g. 1938), concerning himself largely although by no means exclusively with birds, was the pioneer. In its literature, the name of STRESEMANN (e.g. 1926, 1943), to mention only one of many ornithologists, constantly recurs. And the whole subject of species formation has been enlarged and illuminated by MAYR (1942, 1951) in studies following his participation in the Witney South Seas Expedition of 1921–1934: his comprehensive work, although dealing broadly with the question, draws by far the greater number of its facts from the accumulated store of detailed knowledge of the taxonomy of birds and of the ecological, geographical and genetic factors which bear thereon.

MAYR (1942) has reviewed the different concepts of what constitutes a species, and by combining the criteria of several concepts he has formulated the following compromise definition:–"A species consists of a group of populations which replace each other geographically or ecologically and of which the neighbouring ones intergrade or interbreed wherever they are in contact or which are potentially capable of doing so (with one or more of the populations) in those cases where contact is prevented by geographical or ecological barriers."

Implicit in this is recognition of the essential distinction between the primary intergradation of infraspecific forms which is found in a cline, and the secondary intergradation which occurs when two populations that have diverged in isolation come into contact again in a zone of hybridisation. And, further, that when geographical contact between divergent populations is re-established without interbreeding, that is with continued reproductive isolation, a species may be considered to have come into being. On the other hand, when divergent populations remain geographically isolated, as in the case of many insular and montane forms, this latter point is not put to the test, and our judgement on the question of specific rank must rest on other criteria and possibly be largely empirical.

At this stage, however, we must leave the particular subject of systematics with the words of MAYR (1951) at our tenth Congress: – "The present biological concept of a

species, as well as the theory of geographical speciation, was to a large extent developed by ornithologists on the basis of ornithological material."

Geographical Distribution · Migration · Population Dynamics

We may next briefly consider certain fields of study which concern the life of birds in the mass, so to speak, and in which the ornithological contribution to knowledge of the broader subject of animal life has been great.

The classical work of P. L. Sclater (1858) on the geographical distribution of birds opened up this subject for the whole of zoology. The natural regions into which he divided the world were largely adopted by Wallace (1876) for animals in general, and in that form are those which we recognise today.

Migratory movements occur widely in the Animal Kingdom, but no example has been more intensively studied than the migration of birds. This phenomenon ranks highly among the wonders of biology, and ornithologists have already gone far in elucidating its problems. Progress has been reviewed by the present author (Thomson, 1926, 1936) and by Drost (1951), among others.

One line of advance has followed the work of Rowan, already mentioned, and has been concerned with the proximal stimulus to migration. The subsequent findings of such ornithologists as Wolfson (1940, etc.) and Blanchard (1942, etc.) have had relevance not only for the further study of migration but also for behaviour and even for taxonomy. The general principles, including the relationship with breeding-seasons, was discussed by the present author at the tenth Congress (Thomson, 1951).

Another line has been the study of the faculty of orientation implied in the performance of bird navigation. This subject has been reviewed by Griffin (1944, 1952). The most striking recent contribution has been that of Kramer (e.g. 1951), whose experiments have yielded evidence of a power of orientation in relation to the position of the sun, including a capacity to correct for time of day.

This has been supplemented by a renewed interest in the observation of visible migration, which is to be the subject of a special session of this Congress. An international symposium of papers on it has also been recently published, with an introductory review by the present author (Thomson, 1952). The chief findings have related to a capacity for adhering to a "standard direction", a tendency to be diverted therefrom by topographical "leading lines" – the *Leitlinie* of Geyr von Schweppenburg (1929) – and the effect of drift due to wind on flight without landmarks, as stressed by Williamson (1952).

Students of birds share with students of fishes the main credit for having developed the method of marking individual animals as a means of studying their movements and life histories. In ornithology, we recognise Mortensen (1901, etc.) as the pioneer of marking on a large scale, using rings with serial numbers and an adequate address for report. Those who have since applied the method with great success to the study of bird-migration are too numerous to mention here, and it must suffice to say that the possibilities are still far from exhausted. The use of coloured rings as visible marks in intensive local observations of individual members of limited communities has also been fruitful.

Furthermore, some of the data provided by the recoveries of birds marked with numbered rings have proved capable of analysis, to yield vital statistics of a kind not previously available for animals in a natural state.

This leads us to still another branch of the study of animal life in which ornithology has played a leading part, namely, research on populations. Ornithologists have led in the making of field censuses. In the first instance these were undertaken merely for their intrinsic interest, but they have yielded valuable results. The known density of particular species in different types of area has given ecological studies a quantitative basis. And, as censuses have been repeated, the fluctuations of populations from year to year, in relation to climatic and other conditions, have proved to be of great interest. It can be claimed that, in countries which have been well worked by ornithologists, the populations of some bird species have been ascertained with an approximation to accuracy which is quite outstanding. In a few favourable cases, the world population of an entire species has even been estimated with a reasonable degree of probability.

On the basis of census studies and ringing data, coupled with observations on reproductive rates, ornithologists have made a great contribution to the science of population dynamics – the study of the factors which control population density in animals. The subject was reviewed by LACK (1951) at the tenth Congress, when he said: "In the last twelve years great progress has been made in regard to long-term censuses, breeding seasons, clutch-size, nestling mortality and average age, while irruptions and cycles are better understood, and a start has been made with predation and food studies."

The Analysis of Behaviour

Turning to another wide field of general biology, we are on firm ground in claiming that ornithology has taken a leading part in the modern study of animal behaviour. That is perhaps not surprising, considering the great extent to which the activities of birds have attracted human attention. Be that as it may, it cannot be doubted that ornithologists have opened up a new approach to the scientific analysis of instinctive behaviour; and it is noteworthy that they began to do so, very largely, without conscious purpose beyond the study of their particular subject matter.

It was at the close of the last century that WHITMAN (1898, 1919), in his studies of pigeons, first recognised instincts as the very distinct phenomena that they are; and he drew attention to the remarkable stereotypy which this form of behaviour presents. A dozen years later, at our fifth Congress, HEINROTH (1911) independently put forward similar ideas based on the study of ducks (Anatidae); and in doing so he became the pioneer of those analytical studies of bird behaviour that have been so notably developed by ornithologists in recent years. Among other points, HEINROTH discovered the process of "imprinting", by which birds at a very early stage in life acquire certain extremely stable patterns of behaviour.

Of these pioneers, WHITMAN and HEINROTH, it has been said by LORENZ (1950) that "two 'simple zoologists' were just observing the pigeons and ducks they loved". But in doing so "they discovered an independent particulate function of the central nervous system which, as an element of animal and human behaviour, is, at the very least, equally important as the reflex or the conditioned reaction".

A valuable advance was that made by CRAIG (1918), working mainly with pigeons, in drawing a clear distinction between "appetitive" behaviour and "consummatory" acts. The former is variable and plastic, showing a purposive search for situations providing the stimuli which release the latter; these, on the other hand, are self-exhausting and bring about a sudden drop in motivation.

Another pioneer was undoubtedly SELOUS, who in the early part of the century recorded a wealth of detail concerning the behaviour of wild birds. It was SELOUS (1914) who propounded "the law of the interchangeability of energies", by which term he referred to what we now call "displacement activities" – actions, often incomplete and sometimes ritualised, which are performed out of their appropriate context when fulfilment of the prevailing drive is thwarted. This form of behaviour seems to attain its highest development in birds, and it has more recently been much studied by ornithologists.

In the same tradition was ELIOT HOWARD (e.g. 1929), who added greatly to our store of facts by intensive field observation. In particular, HOWARD (1920) focussed attention on the importance of the role of territory.

Again we may quote LORENZ (1950):–"It is a fact worthy of very serious contemplation that very nearly all the relevant details of innate behaviour, the ignorance of which so seriously impaired the theories of the two great schools of behaviour study, mechanism and vitalism, have long been known to and fully appreciated by *bird lovers*. H. ELIOT HOWARD, EDMUND SELOUS and many other men who would have been considered mere 'amateurs' by the 'scientific' schools, have been conversant with these facts, without, however, knowing how badly these facts were needed by psychology. Also the professional zoologists whom we consider as the pioneers of comparative ethology, such as C. O. WHITMAN, O. HEINROTH, JULIAN HUXLEY and JAN VERWEY, at first regarded their observational work more as a hobby or at best as a very secondary occupation." HUXLEY (1914) was the author of a classical paper on the courtship of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*), in which the problem of behaviour was linked with that of sexual selection and the evolutionary aspect was thus stressed. The work of VERWEY (1930) on the courtship of the Heron (*Ardea cinerea*) is much quoted in the literature.

It is, however, to LORENZ (1935 *et seq.*) that the greatest credit must be given for having integrated the earlier discoveries and added so many of his own. His main ideas are already apparent in his early work, but he has since then developed a whole system of theory of animal behaviour, based on the study of birds.

Many others have contributed, notably TINBERGEN (e.g. 1951*a*). Unlike LORENZ, he has preferred to work in the field rather than with tame birds, and this has given opportunities for a more extensive account, in terms of behaviour, of the whole of the bird's life. The study by TINBERGEN (1953) of the Herring Gull (*Larus argentatus*) indeed exemplifies a very wide range of animal activity.

One could continue to cite valuable contributions by ornithologists in this field, which was reviewed by TINBERGEN (1951*b*) at the tenth Congress, but mention of the studies of ARMSTRONG (1947) of display activities, and those of THORPE (1950) on learning ability, must suffice. To these we may add a reference to the experimental work of KOEHLER (e.g. 1951) on the ability of birds of some species, as the result of training,

to "think unnamed numbers", up to 5, 6 or 7, when the objects are presented either simultaneously or successively. These he describes as two "prelinguistic faculties", and he has shown that human beings have no greater order of ability in estimating numbers when not allowed time in which to count.

The study of behaviour, whether of birds or of other animals including human beings, takes us deep into the realms of psychology and physiology. To quote TINBERGEN (1951*a*): —"The problem of the causal structure underlying the behaviour leads to a study of the functions of the sense organs, of hormones, of the nervous system, of the muscles, and, particularly, in the co-ordination of these functions, of their integration into the act of behaviour as a whole."

Other Subjects

My distinguished predecessor (WETMORE, 1951) addressed our tenth Congress on the subject of fossil birds – the contribution of ornithology to palaeontology. It will be obvious that this is only one of several branches of ornithological work with which it has not been practicable to deal in this section of my address.

Little or nothing has been said, for example, about food supply and feeding habits; about breeding cycles and nesting behaviour; about sexual dimorphism; about adaptations, including cryptic colouration; about the ecological interrelations of species; or about physiological problems, such as those involved in the periodical moulting of plumage. One might also mention the information on aerodynamics that has been derived from the study of bird-flight – from the classical work of MAREY (1890) to, for instance, the comparatively recent experiments of VON HOLST (1943) with birdlike models.

The Biological Approach to Ornithology

We may touch more briefly on the reverse side of the question – the contribution of other branches to the advancement of our special study. Ornithology has contributed much to biology as a whole; it can also derive much from the study of other classes of animals and from other kinds of biological investigation.

The Value of Comparative Studies

A good example of comparative study is to be found in the work of VERWEY (1949) on migration in birds and in fishes and other sea-animals. He considers that the time of onset of migration is influenced by periodical and non-periodical factors, respectively constant and varying from year to year; these two types of factor act together, in varying proportions but indistinguishably. Temperature is one of these factors, but owing to the seasonal temperature lag in the sea the corresponding dates for sea-animals are later: in the deeper waters of the North Atlantic the seasons are retarded so far that the Humpback Whale, *Megaptera novaeangliae* (Borowski), migrates southwards between February and April. Allowing for this lag, a good correspondence is found in the relation of temperature to migration in the different groups.

As with birds, so with sea-animals: the dispersion of first dates, comparing different years, is greater in the case of species migrating early in the season. Again as in birds,

mature individuals among sea-animals tend to arrive earlier in spring than the younger ones; the difference is as great as two months in the Cuttlefish, *Sepia officinalis* Linnaeus, and even individuals two or three years old show some difference. Verwey postulates different threshold values, with age, in the effect of temperature on the awakening of migratory activity. A further parallel is found in the fact that in some sea-animals, e.g. *Sepia*, the males arrive earlier than the females.

Verwey also finds a counterpart to the migration of non-breeding birds (e.g. in Limicolae) and to the post-breeding movements – often northwards – of such birds as the Guillemot, *Uria aalge* Pontoppidan, and various species of Ardeidae. The counterparts are indeed more strongly marked in some sea-animals – on the one hand, the migration of immature *Sepia* and some fishes; on the other hand, the northward movement after breeding on the part of some fishes and whales (Cetacea). In such movements, food-supply is doubtless a main factor.

Verwey accepts the now widely held view that birds have an innate capacity to follow a standard direction, influenced secondarily by topographical and ecological factors; he postulates, also, an acquired knowledge of the geographical position of the birthplace. He finds evidence for the same in fishes, as regards standard direction, for instance in the Eel, *Anguilla anguilla* (Linnaeus). He suggests that in birds which follow an angular migration course, such as the White Stork, *Ciconia ciconia* (Linnaeus), and the Crane, *Grus grus* (Linnaeus), knowledge of the route is probably traditional. Again, he sees a possible parallel in the post-breeding migration of the Tunny, *Thunnus thynnus* (Linnaeus), round Scotland to the northern North Sea.

To mention another example, a parallel of a different kind is to be found in the study of bird hosts and their parasites. Particularly interesting are the Mallophaga, ectoparasitic on the plumage of birds. At our tenth Congress, Clay (1951) reviewed the question of the extent to which knowledge of the phylogenetic relationships of these parasites can throw light on the phylogenetic relationships of the hosts. It is of assistance to the ornithologist to know "that in the great majority of cases the principle that the Mallophaga of related hosts are themselves related is true", although the picture is complicated by convergent evolution of the parasites in adaptation to the feather structure (not necessarily of much phylogenetic significance) of the particular hosts, and by the possibility of secondary infestation. At the same time, as was pointed out, the Mallophaga present problems to the parasitologist which only further ornithological data can solve.

Yet another important field for comparative studies is that of population dynamics, to which reference has already been made. Here there is double need for a broad outlook. On the one hand, the ornithologist can benefit by adopting methods and testing principles that have emerged from cognate work on other groups of animals. On the other hand, the circumstances of his own problem require him to consider the interrelations of birds with other organisms – and therefore to have some understanding of the latter, whether their role is that of predators, competitors, parasites or prey.

One could, however, multiply examples indefinitely. The fact is that the value of comparative studies with other classes of animals extends over the whole of our special field.

The Interplay of the Disciplines

In conclusion, a moral which we should draw is that we ornithologists must not only take account of findings in other branches of zoology, but must also apply to our own study all the methods which modern biology places at our disposal. It is only by what may be called the interplay of the disciplines that the full value can be extracted from the rich phenomena which birds present to us.

We cannot interpret our systematics without an appeal to ecology and to genetics. We cannot understand behaviour without knowledge of physiology and psychology. We must be observational, as always, but our methods must be quantitative as well as qualitative; and we must use experimental methods where such can be applied.

The subject thus grows no easier. The very success of ornithological study has opened up new possibilities; and these have increased the variety of the factors to be taken into consideration in dealing with any problem. Naturally, however, it is not given to many to be competent in all the methods required, or knowledgeable in all the branches that may have a bearing. There is, fortunately, room still for studies which are limited in scope; and many valuable contributions have yet to be made along relatively simple lines. There is inevitably, and rightly, a higher standard of criticism; but to conform with this is not beyond the powers of the ordinary ornithologist of today.

ACKNOWLEDGEMENTS

For suggestions about topics which might exemplify the theme of this address, the author is indebted to: – Dr. J. S. Huxley, F. R. S., Dr. David Lack, F. R. S., Dr. L. Harrison Matthews, F. R. S., Colonel R. Meinertzhagen, Dr. A. S. Parkes, F.R.S., Dr. W. H. Thorpe, F.R.S., and Professor V. C. Wynne-Edwards.

REFERENCES

The publications listed below are only those specifically cited in the foregoing address and do not constitute any approach to a bibliography of the topics discussed. Where several works of a particular author might have been cited, preference is given to a contribution to an International Ornithological Congress.

Armstrong, E. A. (1947): *Bird Display and Behaviour* (2nd. ed.). London.

Blanchard, B. D. (1942): *Migration in Pacific White-crowned Sparrows*. Auk *59*: 47–63.

Clay, T. (1951): *The Mallophaga as an Aid to the Classification of Birds with Special Reference to the Structure of the Feathers*. Proc. Xth Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 207–215.

Craig, W. (1918): *Appetites and Aversions as Constituents of Instincts*. Biol. Bull. Woods Hole *34*: 91–107.

Darwin, C. (1845): *Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited During the Voyage Round the World of H.M.S. "Beagle" under Command of Captain Fitz Roy, R.N.* (2nd ed.). London.

– (1859): *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. London.

DROST, R. (1951): *Study of Bird Migration* 1938–50. Proc. Xth Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 216–240.
GEYR VON SCHWEPPENBURG, H. (1929): *Zugstrasse-Leitlinie.* J. Orn. *77:* 17–32.
GRIFFIN, D. R. (1944): *The Sensory Basis of Bird Navigation.* Quart. Rev. Biol. *19:* 15–31.
– (Appendix by E. MAYR) (1952): *Bird Navigation.* Biol. Rev. *27:* 359–400.
HARTERT, E. (1903–38): *Vögel der Paläarktischen Fauna.* Berlin.
HEINROTH, O. (1911): *Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden.* Verh. V. Int. Orn. Kongr. Berlin 1910: 589–702.
HOLST, E. VON (1943): *Über «künstliche Vögel» als Mittel zum Studium des Vogelfluges.* J.Orn. *91:* 406–447.
HOWARD, H. ELIOT (1920): *Territory in Bird Life.* London.
– (1929): *An Introduction to the Study of Bird Behaviour.* Cambridge.
HUXLEY, J.S. (1914): *The Courtship Habits of the Great Crested Grebe* (*Podiceps cristatus*); *with an Addition on the Theory of Sexual Selection.* Proc. Zool. Soc. London: 491–562.
– (1939): *Clines: An Auxiliary Method in Taxonomy.* Bijdr. Dierk. *27:* 491–520.
KLEINSCHMIDT, O. (1900): *Arten oder Formenkreis?* J. Orn. *48:* 134–139.
KOEHLER, O. (1951): *Vögel erlernen unbenannte Anzahlen.* Proc. Xth Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 383–392.
KRAMER, G. (1951): *Eine neue Methode zur Erforschung der Zugorientierung und die bisher damit erzielten Ergebnisse.* Proc. Xth Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 269–280.
LACK, D. (1947): *Darwin's Finches.* Cambridge.
– (1951): *Population Ecology in Birds: a Review.* Proc. Xth Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 409–448.
LORENZ, K. (1935): *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels.* J. Orn. *83:* 137–214, 289–413.
– (1950): *The Comparative Method in Studying Innate Behaviour Patterns.* In: *Physiological Mechanisms in Animal Behaviour.* Symposia Soc. Exper. Biol. IV, Cambridge: 221–268.
LYNES, H. (1930): *Review of the Genus Cisticola.* Ibis Suppl.: 1–673.
MAREY, E. J. (1890): *Le Vol des Oiseaux.* Paris.
MAYR, E. (1942): *Systematics and the Origin of Species.* New York.
– (1951): *Speciation in Birds. Progress Report on the Years 1938–1950.* Proc. Xth Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 91–131.
MORTENSEN, H. C. C. (1901): *Premiers résultats de l'enquête sur les migrations de l'étourneau vulgaire* (*Sturnus vulgaris*). Ornis *11:* 312.
PETERS, J. L. (1931 *et seq.*): *Check-List of Birds of the World.* Cambridge, Mass. Vol. I *et seq.*
PORTMANN, A. (1946–47): *Études sur la cérébralisation chez les Oiseaux.* I, II, III. Alauda *14:* 1–20 and *15:* 2–15, 161–171.
RENSCH, B. (1938): *Einwirkung des Klimas bei der Ausprägung von Vogelrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Flügelform und der Eizahl.* Proc. VIIIth Int. Orn. Congr. Oxford 1934: 285–311.
ROWAN, W. (1926): *On Photoperiodism, Reproductive Periodicity and the Annual Migration of Birds and Certain Fishes.* Proc. Boston Soc. Nat. Hist. *38:* 147–189.
– (1929): *Experiments in Bird-Migration. I. Manipulation of the Reproductive Cycle: Seasonal Changes in the Gonads.* Proc. Boston Soc. Nat. Hist. *39:* 151–208.
SCLATER, P. L. (1858): *On the General Geographical Distribution of the Members of the Class Aves.* J. Proc. Linn. Soc. (Zool.) *2:* 130–145.
SELOUS, E. (1914): *The Earlier Breeding Habits of the Red-throated Diver.* Wild Life *3:* 206–213.
STRESEMANN, E. (1926): *Übersicht über die «Mutationsstudien» I–XXIV und ihre wichtigsten Ergebnisse.* J. Orn. *74:* 377–385.
– (1943): *Ökologische Sippen-, Rassen- und Artunterschiede bei Vögeln.* J. Orn. *91:* 305–324.
THOMSON, A. LANDSBOROUGH (1926): *Problems of Bird Migration.* London and Boston.
– (1936): *Recent Progress in the Study of Bird-migration: a Review of the Literature, 1926–35.* Ibis (13) *6:* 472–530.
– (1951): *Reproduction, Migration and Moult: Factors Controlling the Annual Cycle in Birds.* Proc. Xth Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 241–244.
– (1952): *The Study of the Visible Migration of Birds: an Introductory Review.* Ibis *95:* 165–180.
TICEHURST, C. B. (1938): *A Systematic Review of the Genus Phylloscopus* (*Willow-Warblers or Leaf-Warblers*), London.

Thorpe, W. H. (1951): *The Learning Abilities of Birds.* Ibis *93:* 1–52, 252–296.
Tinbergen, N. (1951*a*): *The Study of Instinct.* Oxford.
– (1951*b*): *Recent Advances in the Study of Bird Behaviour.* Proc. Xth Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 360–374.
– (1953): *The Herring Gull's World.* London.
Verwey, J. (1930): *Die Paarungsbiologie des Fischreihers.* Zool. Jb. allg. Zool. Physiol. *48:* 1–120.
– (1949): *Migration in Birds and Fishes.* Bijdr. Dierk. *28:* 477–504.
Wallace, A. R. (1876): *The Geographical Distribution of Animals.* 2 vols. London.
Wetmore, A. (1951): *Recent Additions to our Knowledge of Prehistoric Birds 1933–1949* (Presidential Address). Proc. Xth Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 51–74.
Whitman, C. O. (1898): *Animal Behaviour.* Biol. Lectures Marine Biol. Lab., Wood's Hole, Mass.: 285–338.
– (1919): *The Behaviour of Pigeons. Posthumous Works of Charles Otis Whitman,* Vol. III. (ed. H. A. Carr). Carnegie Inst. Washington Publ. *257:* 1–161.
Williamson, K. (1952): *Migrational Drift in Britain in Autumn 1951.* Scot. Nat. *64:* 1–18.
Wolfson, A. (1940): *A Preliminary Report on some Experiments on Bird-Migration.* Condor *42:* 93–99.

Die Vogelwelt der Alpen

ULRICH A. CORTI
Zürich

Vom französischen Rhonetal an ostwärts, bis in die Gegend von Wien an der Donau und von Marburg an der Drau verlaufend, spannen sich die Alpen, als das mächtigste und höchste Gebirge Europas, in gewaltigem Bogen quer durch den Kontinent. Bei einer Längenausdehnung von etwa 1200 km und einer Breite von 150 bis 250 km bedecken sie einen Flächenraum von rund 200000 km². Ihre geographische Begrenzung erfolgt approximativ durch den 43. und 46. Grad nördlicher Breite bzw. den 5. und 16. Grad östlicher Länge.

Überdies stellen die Alpen dasjenige Gebiet Mittel- und Südeuropas dar, welches den grössten Reichtum an Oberflächenformen aufweist. Ihre höchste Erhebung erreichen sie im Mont-Blanc (4810 m) auf französischem Territorium (Savoyen), wo sich, im Zusammenhang mit den penninischen Alpen, überhaupt die stärksten Gebirgsmassierungen des ganzen Alpensystems finden. Der Kanton Wallis, dessen Flächenraum nur 5235 km² beträgt, umfasst allein über 40 Viertausender, darunter den Monte Rosa mit 4638 m und das Matterhorn mit 4482 m. Von weiteren Bergriesen der Alpenkette mögen etwa noch genannt sein: Mont-Pelvoux, 3954 m (Dauphiné-Alpen); Gran Paradiso, 4061 m (Grajische Alpen); Piz Bernina, 4052 m; Ortler, 3909 m, sowie Grossvenediger, 3660 m, und Grossglockner, 3798 m (Hohe Tauern).

Beachtenswert ist vor allem, dass auf relativ geringe Horizontaldistanzen gewaltige Höhenunterschiede anzutreffen sind, wie etwa zwischen der am Mittelmeer gelegenen Stadt Mentone und der nur 60 km entfernten Punta Argentera, 3400 m ü. M.

In geologischer Hinsicht sind die Alpen gut erforscht. Ein treffliches Bild ihres Aufbaus vermittelt zum Beispiel die tektonische Karte von RUD. STAUB (1923). Da indessen direkte Beziehungen zwischen der Vogelwelt und der Natur des die Erdrinde aufbauenden Gesteins nur in ganz vereinzelten Fällen erkannt worden sind, wie etwa die Bevorzugung von Kalkgestein gegenüber Silikatgesteinen durch *Tichodroma muraria*, braucht hier auf geologische Fragen nicht weiter eingetreten zu werden.

Charakteristisch ist für viele Gebirgsabschnitte die Verteilung und Grösse der Gletscher, Moränenzüge, Seen, Schnee-, Geröll- und Schuttfelder, des eigentlichen Felsgebietes usw. Die Grenze des sogenannten «ewigen» Schnees liegt in den schweizerischen Alpen zwischen etwa 2700 und 3200 m ü. M. Viele Hochgebirgsseen, ja schon die Seen des Oberengadins in etwa 1800 m ü. M., sind oft bis tief in den Mai hinein zugefroren. Die Aperzeit beträgt auf der Schattenseite der Gebirge bei

3000 m	0 Monate,	2100 m	4,0 Monate,
2700 m	1 Monat (August und September),	1800 m	5,0 Monate,
2400 m	2,5 Monate (Juli bis September),	1500 m	6,0 Monate

Den mächtigen Höhenunterschieden innerhalb der Alpenzone stehen grosse klimatische Differenzen gegenüber. Die Temperaturmittel variieren zum Beispiel wie folgt.

m ü.M.	Januar	Juli	Jahr
0	0,4°	20,7°	11,1°
1000	— 3,6°	15,3°	6,0°
2000	— 7,5°	9,9°	0,8°
3000	—11,5°	4,5°	—4,3°
4000	—15,4°	—0,9°	—9,4°

Beträgt die Luftdichte am Meeresniveau 100%, so ist sie bei 4000 m ü.M. bereits auf 65% gesunken. Der Luftdruck nimmt von 762 mm Hg bei 0 m ü.M. auf 596 mm bei 2000 und auf 461 mm bei 4000 m ü.M. ab. Bei hohen und mittleren Sonnenständen ist die Intensität der Ultraviolettstrahlung in 1600 m ü.M. (zum Beispiel Davos) im Sommer 1,5- bis 2mal, im Winter 3- bis 4mal grösser als im Tiefland.

Besonders gut erforscht ist im Gebiet der Alpen die für die Vogelwelt eminent wichtige Pflanzenwelt; es braucht hier nur an Botaniker wie BRAUN-BLANQUET, BROCKMANN-JEROSCH, CHRIST, FREY, FURRER, GAMS, RÜBEL, SCHRÖTER und andere mehr erinnert zu werden.

«Im allgemeinen ist der Gesamteindruck der Flora im ganzen Alpengebiet derselbe. Sieht man aber genauer hin, so finden sich doch ganz beträchtliche Unterschiede in den verschiedenen Teilen der Alpenkette. Die Mittelalpen sind am ärmsten ausgestattet und beherbergen nur etwa 400 Arten, während die Ostalpen nahezu 600, die Westalpen etwas über 500 Arten umfassen. Manche Arten (etwa 128) kommen nur in den Ostalpen vor, andere (86) nur in den Westalpen. Die Mittelalpen haben nur sechs eigene Arten. Auch in den verschiedenen Alpentälern finden sich grössere Unterschiede. Manche Täler sind floristisch sehr arm, oft benachbarte sehr reich, ohne dass man dafür eine ausreichende Erklärung hätte.» (KERNER-HANSEN, 1916.)

Eindrucksvoll ist vor allem die Welt der Gegensätze, die sich in manchen relativ engbegrenzten Gebieten, zum Beispiel im Kanton Tessin, zwischen der Flora der Hochgebirgsstufe (Campo Tencia, 3075 m) und etwa derjenigen an den Gestaden der insubrischen Seen (Garda-, Luganer, Comer See) mit fast subtropischem Gepräge darbietet. Entsprechende Gegensätze finden sich aber auch in der Vogelwelt, zum Beispiel am oberen Léman, wo sich *Coracia graculus* unter die winterlichen Gesellschaften von *Larus ridibundus* mischt. Anfangs Februar 1954 zeigten sich in Chur, etwa 600 m ü.M., auf einem Gebäude nebeneinander ein typischer Steppen- und Wüstenvogel, *Galerida cristata*, und ein «klassischer» Hochgebirgsvogel, *Coracia graculus*.

In physiognomischer Beziehung am eindrucksvollsten wirkt wohl die sich auf die bestimmten Höhenstufen der Alpen verteilende Vegetation. C. SCHRÖTER unterscheidet zum Beispiel folgende Gürtel:

1. Die Kulturstufe (Hügelstufe, colline Stufe), bis zur oberen Grenze der Rebkultur im Rebberg. Sie erstreckt sich in der Schweiz im Mittel von 550 bis 800 m und erreicht im Wallis ihr Maximum bei Visperterminen in 1210 m ü.M.

2. Die Laubwaldstufe (Bergstufe, montane Stufe), von der Grenze der Rebkultur bis zur Grenze des Laubwaldes (Kastanien-, Eichen-, Buchenwälder, Mischwälder mit Weisstanne und Fichte). Der Laubwald wird ersetzt durch Föhrenwälder in den zentralalpinen Tälern mit kontinentalem Klima (Wallis, Rheintal von Chur bis Disentis, Albulatal vom Schyn bis Bergün, Davos, Unterengadin, Puschlav). Die Laubwaldgrenze wechselt von 800 bis 1700 m.

3. Die Nadelwaldstufe (Koniferenstufe, subalpine Stufe), von der obern Grenze des Laubwaldes bis zur Baumgrenze, das «Waldgebirge PENCKS'».

Hier sind zu unterscheiden:

a) Der Nadelwaldgürtel, bis zur Grenze des geschlossenen Waldes, die von 1560 m am Säntis bis 2330 m im Saastal wechselt und im Mittel der ganzen Schweiz bei 1900 m ü.M. liegt.

b) Der Kampfgürtel, oberhalb des geschlossenen Waldes, mit Einzelbäumen von Fichte, Lärche, Arve und Bergföhre, bis zur Baumgrenze, die durch die obersten Hochbäume gebildet wird und bei 1725 m am Säntis, bei 2400 m im Wallis liegt.

4. Die alpine Stufe, von der Baumgrenze aufwärts bis zur Grenze des ewigen Schnees. Diese Stufe kann, vorwiegend nach Braun-Blanquet, folgendermassen gegliedert werden:

a) Gürtel der Großsträucher: Legföhre, Alpenerle, Alpenrose, schon im Nadelwald beginnend und vielfach über die Baumgrenze hinausgehend; die maximale Legföhrengrenze liegt bei 2200–2400 m, die Alpenerlengrenze bei 2000–2430 m, die Alpenrosengrenze bei 2100–2840 m.

b) Gürtel der Zwerg- und Spaliersträucher (alpine Erikazeenheide): Heidel-, Preissel- und Moorbeeren, Heidekraut, Bärentrauben, Alpenazalee, Rauschbeere, Silberwurz. In diesem Gürtel (oder im vorigen) liegt die «Krüppelgrenze», den obersten, zwergig verkrümmten Bäumchen entsprechend.

c) Der Wiesengürtel, geschlossener Rasen auf grossen Flächen: Urrasen, Fettmatten, Magermatten, Wildheuplanken, Streuewiesen, Weiden. In diesen Gürtel fällt die «orographische Schneegrenze», die untere Grenze perennierender Schneeflecken. Die Rasengrenze liegt bei 2600–2800 m.

d) Der subnivale Pionierrasengürtel: Der zusammenhängende Rasen löst sich in einzelne vorgeschobene Rasenflecke auf.

5. Die Schneestufe (Nivalstufe), oberhalb der klimatischen Schneegrenze, soweit reichend, als überhaupt ein schneefrei werdender Fleck sich findet.

a) Nivaler Pionierrasengürtel, bis gegen 4000 m ü.M.

b) Polsterpflanzengürtel.

c) Kryptogamengürtel (Steinflechtengürtel). *Ranunculus glacialis* L. steigt bis 4270 m ü.M.

Auch die Fauna der Alpen ist im allgemeinen gut erforscht worden, am wenigsten vielleicht die Klasse der Wirbeltiere. Es ist immerhin bemerkenswert, dass es zwar weit über 1000 Publikationen gibt, die sich allein mit der Vogelwelt der Alpen befassen, obwohl eine zusammenfassende wissenschaftliche Arbeit darüber fehlt. Seit einigen Jahren sind Bestrebungen im Gange, diese Lücke auszufüllen.

Nicht unwichtig ist schliesslich für den Ornithologen die Kenntnis von der Besiedlung der Alpen durch den Menschen, der vielerorts spezifische Verhältnisse (Alpwirtschaft, Stauwerke, Verkehrswesen usw.) geschaffen hat, Umstände, die für manche Vögel von Bedeutung sind.

Abgesehen von einigen Vorläufern, hat die Erforschung der Vogelwelt der Alpen erst anfangs des 19. Jahrhunderts richtig eingesetzt. Hier mögen einige Pioniere namentlich erwähnt sein:

Frankreich: J. B. Bailly, P. Barruel, L. H. Bouteille und De Labadie, V. Fatio, A. Laferrère, L. Lavauden, A. Lombard, O. Meylan, H. P. Millet-Horsin, G. de Vogüé.

Italien: L. Althammer, F. Ambrosi, G. Balsamo-Crivelli, G. Bazetta, E. Bettoni, F. A. Bonelli, A. Bonomi, E. Caffi, A. de Carlini, N. Cerutti, A. Duse, B. Galli-Valerio, B. Hoffmann, E. Moltoni, M. Monti, C. Parrot, G. Vallon.

Österreich: F. Anzinger, K. Bauer, K. W. von Dalla Torre, H. Franke, B. Hanf, C. Heller, C. E. Hellmayr, F. C. Keller, L. von Lazarini, F. Prenn, E. P. Tratz, V. von Tschusi zu Schmidhoffen, K. Walde, O. von Wettstein.

Deutschland: W. Bacmeister, L. von Besserer, C. E. Hellmayr, A. J. Jäckel, A. Laubmann, A. K. Müller, F. Murr, E. Stresemann, W. Wüst.

Schweiz[1]: Th. Conrad (Von Baldenstein), G. A. Girtanner, A. Hess, O. Meylan, A. Richard, A. Schifferli sen., D. Sprüngli, J. R. Steinmüller, C. Stölker, F. von Tschudi, E. H. Zollikofer.

[1] Nur verstorbene Forscher zitiert.

Horizontalverbreitung der Arten

Innerhalb des von den Alpen eingenommenen Gesamtareals mögen Vertreter von 180 bis 200 Vogelarten mehr oder weniger regelmässig zur Fortpflanzung schreiten. Obwohl zwischen den Nord- und Südalpen einerseits, den West- und Ostalpen anderseits gewisse Unterschiede, analog den in der Pflanzenwelt herrschenden Verhältnissen, bestehen, so bieten die avifaunistischen Gegebenheiten im ganzen Alpengebiet doch einen recht einheitlichen Aspekt, insbesondere, wenn die Höhenstufen von ungefähr 1500 m ü. M. an aufwärts in den Vordergrund der Betrachtungen gestellt werden.

Was zunächst den Unterschied zwischen den Nord- und den Südalpen anbelangt, so äussert sich derselbe namentlich in den Lagen unterhalb der unteren Grenze der subalpinen Stufe. Der Wechsel im Faunenbild von Norden nach Süden verläuft innerhalb der Alpenzone parallel den Veränderungen, die sich beim Übergang von mitteleuropäischen Breiten ins Mittelmeergebiet auch ausserhalb der Alpenzone, zum Beispiel im Rhonetal, zeigen. Es wäre wertvoll, von italienischen und französischen Ornithologen genaue Angaben darüber zu erhalten, wie hoch an der Südflanke der Alpen Vertreter von Arten wie *Hippolais polyglotta*, *Sylvia hortensis*, *S. melanocephala*, *S. undata*, *S. cantillans*, *S. conspicillata*, *S. sarda*, *Oenanthe leucura*, *Oe. hispanica*, *Monticola solitarius*, *Otus scops*, *Falco naumannii*, *Neophron percnopterus*, *Columba livia*, *Alectoris rufa* usw. als Brutvögel steigen.

Bezüglich der Unterschiede zwischen den West- und Ostalpen ist zu sagen, dass innerhalb der Alpenzone das Brutvorkommen von *Siphia parva*, *Dendrocopos leucotos*, *Strix uralensis* und *Eudromias morinellus* auf das Ostalpengebiet beschränkt ist. Normalerweise scheint sich jedoch, mit Ausnahme von *E. morinellus*, kein Vertreter der eben genannten Arten oberhalb 1350 m ü. M. fortzupflanzen. Nachdem der Mornellregenpfeifer unlängst von R. VAUGHAN (1952) als Brutvogel in den Abruzzen festgestellt worden ist, gewinnt die Möglichkeit von Brutvorkommen dieses Vogels im Abschnitt der Westalpen erhöhtes Interesse. In den Westalpen finden sich oberhalb 1350 m ü. M., vielleicht mit der einzigen Ausnahme von *Coracia phyrrhocorax*, keine Arten, die nicht auch in den Ostalpen vorkommen. In diesem Zusammenhange ist zu bestätigen, dass die ganze mittel- bzw. südeuropäische Alpenzone keine autochthone Vogelart aufzuweisen hat.

Bieten die Alpen dem Ornithologen hinsichtlich der Verbreitung der Vogelarten in der Horizontalen eher nur Probleme zweiten Ranges, wie etwa die Frage nach den Gründen des nicht weiteren Vordringens von *S. parva*, *D. leucotos* und *S. uralensis* nach Westen, so stellt sich schlagartig eine Fülle fundamentaler Probleme heraus, wenn die Verhältnisse in der Vertikalen untersucht werden.

Vertikalverbreitung der Arten

Hier ist zunächst die lapidare, längst bekannte Feststellung zu machen, dass die Artenzahl der in den verschiedenen Höhenstufen der Alpen zur Fortpflanzung schreitenden Vögel nach oben hin relativ rasch abnimmt. Diese Abnahme erfolgt auffallend sprungweise, das heisst, es fallen in gewissen Höhenstufen jeweils gleich mehrere Arten von Brutvögeln aus.

Bis in eine Höhenlage von etwa 1350 m ü.M. nimmt die Zahl der Brutvogelarten in der Schweiz einigermassen kontinuierlich ab; bei 1350 m ü.M., der mittleren unteren Grenze der subalpinen Stufe, macht sich jedoch eine scharfe Zäsur bemerkbar, indem eine ganze Menge von «Tieflandvögeln» hier die vertikale Brutgrenze erreicht. Die Liste derjenigen Arten, deren Vertreter innerhalb der Alpenzone die 1350-m-Grenze als Brutvögel nicht bzw. kaum überschreiten, verdient hier, wenigstens auszugsweise, angeführt zu werden:

Corvus frugilegus, *Coloeus monedula*,
Sturnus vulgaris; *Oriolus oriolus*,
Coccothraustes coccothraustes, *Emberiza calandra*,
E. cirlus, *E. schoeniclus*; *Passer montanus*,
Galerida cristata,
Certhia brachydactyla,
Parus coeruleus, *P. palustris*,
Lanius senator, *L. minor*, *L. excubitor*,
Siphia parva, *Ficedula hypoleuca*,
Phylloscopus trochilus,
Locustella naevia; *Acrocephalus arundinaceus*,
A. scirpaceus; *Hippolais icterina*,
Saxicola torquata,
Luscinia megarhynchos,
Riparia riparia,
Alcedo atthis,
Dendrocopos leucotos, *D. minor*; *Jynx torquilla*,
Upupa epops,
Otus scops, *Asio flammeus*, *Athene noctua*, *Tyto alba*,
Strix uralensis,
Falco subbuteo; *Milvus milvus*, *M. migrans*;
Pernis apivorus,
Ardea cinerea, *A. purpurea*, *Ixobrychus minutus*,
Mergus merganser,
Podiceps cristatus, *P. ruficollis*,
Columba oenas, *Streptopelia turtur*,
Vanellus vanellus, *Charadrius dubius*,
Capella gallinago,
Numenius arquatus,
Larus ridibundus, *Sterna fluviatilis*,
Rallus aquaticus, *Porzana porzana*.

Vereinzelte Paare der vorgenannten Arten mögen da und dort das 1350-m-Niveau als Brutvögel überschreiten, doch wird dadurch das die höheren Gebirgsstufen kennzeichnende Faunenbild nicht nennenswert beeinflusst. Beizufügen ist, dass die untere Grenze der subalpinen Stufe je nach der geographischen Lage des Gebietes nicht unbeträchtlich wechselt; sie kann vor allem die 1350-m-Grenze um einige 100 m unterschreiten. Es wäre eine verdienstvolle Aufgabe, in jedem einzelnen der vorgenannten Fälle zu prüfen, welche spezifischen Faktoren das Nichtüberschreiten der vertikalen Brutgrenze bei 1350 m ü.M. bedingen.

Oberhalb 1350 m ü.M. sind im gesamten Alpengebiet Vertreter von fast genau 100 Vogelarten als Brutvögel festgestellt worden; sie verteilen sich auf etwa 75 Gattungen, von welchen 50 durch nur je eine Art repräsentiert sind. Diese Tatsache erhellt eindrucksvoll den ungemein heterogenen Charakter der Avifauna der höheren Stufen der Alpen. Zwei Drittel der erwähnten 100 Arten entfallen auf Singvögel (Oscines), ein Drittel auf Nichtsingvögel, worunter die Spechte, Eulen, Tagraubvögel und Wildhühner verhältnismässig am stärksten vertreten sind.

Innerhalb der subalpinen Stufe, das heisst zwischen etwa 1350 und 1900 m ü.M. (mittlere Grenze des geschlossenen Waldes in der Schweiz) bzw. 2100 m ü.M. (mittlere Baumgrenze in der Schweiz), nimmt die Zahl der Brutvogelarten mit zunehmender Höhe über Meer wieder ähnlich kontinuierlich, also nicht eigentlich sprungweise ab, wie dies bei den Tieflandvögeln bis zur Grenze der unteren subalpinen Stufe der Fall ist. Die Mehrzahl der Arten, von welchen Vertreter normalerweise bei 1500 m ü.M. zur Fortpflanzung schreiten, weist auch Brutvögel bis zur Wald- und Baumgrenze

hinauf auf, wenn auch bei manchen Spezies die Zahl der Brutpaare mit der Höhe rapid abnimmt.

An der Wald- bzw. Baumgrenze verringert sich die Zahl der Brutvogelarten wiederum sprunghaft. Oberhalb jener Grenzen pflanzen sich nur noch Vertreter von 27 Arten fort, von welchen wiederum zwei Drittel auf Singvögel, ein Drittel auf Nichtsingvögel entfallen. Brutvögel der alpinen Stufe stellen:

Corvus corax, *Coracia graculus*, *C. pyrrhocorax*,
Montifringilla nivalis,
Lullula arborea, *Alauda arvensis*,
Anthus spinoletta; *Motacilla cinerea*, *M. alba*,
Tichodroma muraria,
Monticola saxatilis, *Oenanthe oenanthe*,
Phoenicurus ochruros,
Accentor collaris,
Troglodytes troglodytes; *Cinclus cinclus*,
Delichon urbica; *Hirundo rupestris*,
Apus apus,
Cuculus canorus,
Bubo bubo,
Falco tinnunculus; *Aquila chrysaëtos*,
Eudromias morinellus,
Lyrurus tetrix, *Lagopus mutus*, *Alectoris graeca*.

Auch dieses Verzeichnis zeigt eine bunte Mannigfaltigkeit heterogener Arten; die meisten derselben gehören in vielen Teilen der Alpen zu den charakteristischen Elementen der Hochgebirgsfauna. Allerdings kann die Individuenmenge von Gebiet zu Gebiet und von Zeit zu Zeit erheblich variieren.

Von den Bewohnern der alpinen Stufe sind, unter schweizerischen Verhältnissen, folgende insofern als mehr oder weniger euryzon zu taxieren, als Vertreter der betreffenden Arten sowohl in Lagen unterhalb 1350 m ü. M. als auch in der subalpinen und alpinen Stufe der Gebirge zur Fortpflanzung schreiten:

	Helvetischer Brutgürtel (m)	Δ (m)
Corvus corax	1000–1850	850
Lullula arborea	200–1800	1600
Alauda arvensis	200–2000	1800
Motacilla cinerea	200–2000	1800
Motacilla alba	200–2000	1800
Tichodroma muraria	400–2700	2300
Monticola saxatilis	300–2300	2000
Oenanthe oenanthe	1200–2500	1300
Phoenicurus ochruros	300–2700	2400
Troglodytes troglodytes	200–2000	1800
Cinclus cinclus	200–2130	1930
Delichon urbica	200–2400	2200
Hirundo rupestris	300–2080	1780
Apus apus	250–2200	1950
Cuculus canorus	300–2400	2100
Bubo bubo	600–2000	1400
Falco tinnunculus	300–2400	2100
Aquila chrysaëtos	1300–2100	800
Alectoris graeca	500–2300	1800

Es sind dies 19 (70%) der oben erwähnten 27 Arten, von welchen Vertreter in der alpinen Stufe brüten. Immerhin ist zu erwähnen, dass *C. corax*, *L. arborea*, *H. rupestris*, *A. chrysaëtos* (und vielleicht noch einige andere) die obere Wald- bzw. Baumgrenze in der Schweiz als Brutvögel nur selten überschreiten; ausserdem finden sich insbesondere *Oe. oenanthe* und *A. chrysaëtos* nur ausnahmsweise als Brutvögel unterhalb 1350 m ü. M.

Im Prinzip pflanzen sich innerhalb des helvetischen Abschnittes der Alpenzone *Carduelis flammea*, *Turdus torquatus* und *Aquila chrysaëtos*, heute vielleicht auch *Coracia pyrrhocorax*, in der subalpinen Stufe fort.

Von den nachfolgend genannten Arten brüten unseres Wissens in der Schweiz keine Vertreter unterhalb der 1350-m-Grenze, wohl aber schreiten solche sowohl in der subalpinen als auch in der alpinen Stufe zur Fortpflanzung:

Coracia graculus, C. pyrrhocorax,	*Anthus spinoletta,*
Montifringilla nivalis,	*Lyrurus tetrix.*

Allein auf die alpine Stufe (innerhalb der Alpen Mittel- und Südeuropas) beschränkt, sind folgende drei Brutvögel:

Accentor collaris,	*Lagopus mutus,*
Eudromias morinellus,	

wobei wenigstens für *A. collaris* eine Ausnahme bekannt geworden ist.

In seiner Studie über die «Herkunft der Hochgebirgsvögel Europas» hat E. Stresemann (1920) folgende innerhalb der Alpenzone brütenden Vögel zu den alpinen bzw. Hochgebirgsvögeln gezählt:

Coracia graculus,	*Tichodroma muraria,*
Carduelis flammea,	*Turdus torquatus,*
Montifringilla nivalis,	*Accentor collaris,*
Anthus spinoletta,	*Lagopus mutus.*

Für diese Arten soll nach Stresemann gelten, dass sie zur Brutzeit «ausschliesslich über der Grenze des Baumwuchses zu Hause sind». Wie sehr diese Definition für die genannten Arten mit den Tatsachen in Widerspruch steht und sich daher als vollkommen unhaltbar erweist, geht allein schon daraus hervor, dass in den schweizerischen Alpen Vertreter von nicht weniger als 6 der in Frage stehenden 8 Arten als auch innerhalb der subalpinen Stufe, das heisst unterhalb der Baum- und Waldgrenze brütend festgestellt worden sind. *T. muraria* pflanzt sich, wie bereits erwähnt, durchaus nicht selten in Lagen von weit weniger als 1000 m ü. M. fort. Die Marge zwischen tief- und hochgelegenen Brutorten der sogenannten «Hochgebirgsvögel» ist oft beträchtlich. Wir führen aus der Gesamtalpenzone folgende Daten an:

	Brutgürtel m ü. M.	Δ (m)		Brutgürtel m ü. M.	Δ (m)
Montifringilla nivalis	1450–3460	2010	*Turdus torquatus*	1000–2000	1000
Coracia graculus	1320–3000	1680	*Accentor collaris*	1100–2830	1730
Carduelis flammea	1100–1930	830	*Lagopus mutus*	1700–2800	1100
Anthus spinoletta	660–2700	2040			

Sieht man von den Brutorten ab, so bewegen sich viele Bergvögel teils mehr oder weniger periodisch, teils aperiodisch innerhalb sehr weiter vertikaler Grenzen. So sind zum Beispiel anzutreffen:

Corvus corax	zwischen 300 und 3800 m ü. M.
Coracia graculus	zwischen 200 und 4600 m ü. M.
Tichodroma muraria	zwischen 200 und 4500 m ü. M.
Accentor collaris	zwischen 200 und 3920 m ü. M.
Falco tinnunculus	zwischen 200 und 3900 m ü. M.
Aquila chrysaëtos	zwischen 500 und 4000 m ü. M.
Accipiter nisus	zwischen 200 und 3600 m ü. M.

E. Stresemann (1920) glaubte annehmen zu dürfen, dass die alpinen Vögel stenotherme Arten mit enger Anpassung an ein kaltes Klima sind; sie sollen nur durch die Forderung einer geringen täglichen oder jährlichen Temperatursumme und des Fehlens der Waldbedeckung zusammengehalten werden. Schon G. D. J. Wallengren (1855)

sah die klimatischen Verhältnisse und insbesondere die Temperatur der Atmosphäre als die hauptsächlichsten Faktoren bei der Verbreitung der Vogelarten an. Die These von der Stenothermie der «echtalpinen» Vögel und von der Rolle der Temperatur des Milieus als begrenzender Faktor bei der Verbreitung der Vogelarten im allgemeinen mag verlockend sein; wir halten sie jedoch für noch nicht bewiesen und sind vielmehr der Auffassung, dass die Probleme der Eurythermie, Thermophilie usw. in bezug auf die Vögel einer weiteren eingehenden Analyse bedürfen.

Coracia graculus dehnt den Aufenthalt an tiefliegenden Winterstationen, zum Beispiel bei 450 bis 600 m ü. M., oft über 6 Monate hin, und zwar nicht selten bis tief in den Mai hinein aus, obwohl die mittleren und höheren Lagen des Gebirges im April und Mai schon ausgedehnte schneefreie Flächen aufweisen können. *Accentor collaris* überwintert ebensowohl am Grossen St. Bernhard in etwa 2500 m ü. M., wo eine mittlere Januartemperatur von —8,7°C, wie bei Lugano (230 m ü. M.), wo eine solche von +1,3°C herrscht. *Tichodroma muraria* zeigt im Winter bei —10°C vielfach eine Lebhaftigkeit, die mit jener, welche der Vogel bei +30°C Schattentemperatur um die Mittagszeit im Walliser Sommer entfalten kann, gleichzusetzen ist. Bei einer ganzen Reihe von sogenannten «Hochgebirgsvögeln» (*C. graculus*, *M. nivalis*, *A. spinoletta*, *A. collaris*) beträgt die Differenz zwischen den tiefsten und höchsten Brutorten etwa 1700 bis 2000 m, entsprechend einem Unterschied in der mittleren Jahrestemperatur von 9,4 bis 11°C.

Die bemerkenswerte Gliederung der Vogelwelt der Alpen nach Höhenstufen entbehrt nicht des Anreizes, entsprechende begriffliche Differenzierungen zu versuchen. Wir möchten, im Gegensatz zu E. Stresemann (1920), als «Hochgebirgsvögel» alle sich oberhalb der Baumgrenze fortpflanzenden Vögel und sodann als «Bergvögel» oder «Gebirgsvögel» alle oberhalb der unteren Grenze der subalpinen Stufe (in der Schweiz im Mittel etwa 1350 m ü. M.) brütenden Vögel bezeichnen. Für das Gebiet der mittel- und südeuropäischen Alpen lässt sich innerhalb der «Hochgebirgsvögel» als Sondergruppe noch diejenige der «stenobionten» Arten ausscheiden, wozu in erster Linie

Accentor collaris,
Eudromias morinellus,
Lagopus mutus (Rasse *helveticus* Thienem.),

aber auch

Coracia graculus,
Montifringilla nivalis,
Anthus spinoletta (Rasse *spinoletta*),

zu zählen sind. Die drei erstgenannten Arten sind in den Alpen als Brutvögel so gut wie ausschliesslich, die drei letztgenannten in überwiegendem Masse auf die alpine Stufe beschränkt. Da *E. morinellus* in der nordischen Tundra lokal schon unterhalb 100 m ü. M., *L. mutus* (in besonderen Formen) in Schottland und im nördlichen Skandinavien usw. zum Teil unterhalb 700 m ü. M., *A. spinoletta* (ebenfalls in besonderen Rassen) im nördlichen Europa (Nordfrankreich, Grossbritannien, Skandinavien) am Meeresniveau brütet, und da ferner die in den Alpen vorkommenden Formen von *C. graculus*, *M. nivalis*, *A. spinoletta*, *A. collaris*, *E. morinellus* und *L. mutus* auch auf Gebirgen ausserhalb der mittel- bzw. südeuropäischen Alpenkette zur Fortpflanzung schreiten, dürfen Begriffe wie «echtalpin» oder «eualpin» höchstens mit gewissen Vorbehalten, «cum grano salis», Verwendung finden.

A. spinoletta und *E. morinellus* gehören in der Alpenzone zu den regulären Zugvögeln (Sommergäste) – einige Bergpieper harren mehr oder weniger regelmässig in höheren Lagen sowie in den Tälern und am Rande der Alpenzone auch den Winter hindurch aus; *C. graculus* und *A. collaris* überwintern teils innerhalb der subalpinen Stufe oder in noch höheren Lagen, teils auf den Sohlen der Alpentäler bei 300–500 m ü.M. bzw. am Fusse der Gebirge. *M. nivalis* wird nur durch extrem unwirtliche Verhältnisse im Hochgebirge auf 400–600 m ü.M. herabgedrängt. *L. mutus* ist von den erwähnten «stenobionten» Arten die einzige, die sich in den Alpen so gut wie nie unterhalb 1000 m ü.M. zeigt. Es scheint übrigens, dass die vertikalen Brutgrenzen bei den Vertretern ein und derselben Vogelart von Westen gegen Osten allmählich sinken bzw. in der umgekehrten Richtung ansteigen.

Untersucht man die Zusammensetzung der Vogelwelt der Alpen oberhalb 1350 m ü.M. hinsichtlich der Zugehörigkeit der Arten zu den Jahres- und Zugvögeln, so ergibt sich ein Verhältnis von etwa 60 Jahresvögeln zu 40 Sommergästen. Von den letzteren pflanzen sich in der subalpinen Stufe Vertreter aller, in der alpinen Stufe noch Vertreter von 12 Arten fort. Von den Jahresvögeln brüten Vertreter von 54 Arten in der subalpinen, solche von 13 Arten in der alpinen Stufe. Sofern nur die Brutvögel in Betracht gezogen werden, geht aus diesen Zahlen hervor, dass der von F. von Tschudi aufgestellte Satz, wonach die Zugvögel mit zunehmender Höhe über Meer viel rascher, und zwar in bestimmten Verhältnissen, abnehmen sollen als die Standvögel, nicht richtig ist.

Einfluss der Umweltfaktoren

Was die Alpen und viele andere Gebirgssysteme für den Ornithologen besonders interessant macht, ist die Fülle der zwischen weit auseinanderliegenden Extremwerten variierenden Umweltfaktoren, ferner der gegenüber dem mehr oder weniger ebenen Tiefland meist viel abrupter und öfter erfolgende Wechsel der lokalen Wetterverhältnisse und die reiche Gliederung von Boden, Gewässern, Luftraum, Vegetation, Fauna usw. in vertikaler Richtung.

Aus diesen und anderen Gründen eignen sich die Alpen ausgezeichnet zum eingehenden Studium der Variationsbreite bestimmter Lebensformen vieler Vögel.

Zwecks Durchführung solcher Studien empfiehlt es sich, an Vertretern ein und derselben Vogelrasse einerseits im Tiefland, zum Beispiel bei 400 m ü.M., anderseits im Hochgebirge, zum Beispiel bei 1800 oder 2000 m ü.M., exakte vergleichend-biologische Untersuchungen anzustellen,und zwar ebensowohl im Vivarium wie in der freien Natur. Sind einmal die Grenzen der Variation bestimmter Lebensnormen der Vögel durch direkte Beobachtung und Experimente ermittelt, so erhält man ein Bild von der «Lebensbreite» bzw. «Plastizität» der in Frage stehenden Vogelrasse, aber auch Aufschluss über die oft staunenswerte Invarianz des Vogelleibes und seiner Funktionen gegenüber den ständig fluktuierenden Milieufaktoren. Es ist geplant, in einer Höhe von etwas über 1800 m ü.M. (Oberengadin), eine Station zur Untersuchung ökologischer und physiologischer, auf die Vogelwelt bezughabender Fragen in Betrieb zu nehmen, da einschlägige Arbeiten bisher kaum, jedenfalls aber erst auf sehr schmaler Basis, systematisch ausgeführt worden sind.

O. Meylan (1928) erwähnt, dass Gelege von *Turdus ericetorum* aus Lagen von 400 bis 500 m ü.M. nicht stärker waren als solche aus 1400–1500 m ü.M. (Jura). Bei den letzteren war der zeitliche Verzug gegenüber den ersteren sehr gering; er koinzidierte nicht

mit der Kurve des Verschwindens des Schnees noch mit dem Stand der Vegetation. Wie bei der Singdrossel, fand MEYLAN auch bei *Phoenicurus ochruros* keinen Unterschied in der Gelegezahl, ob es sich nun um Bruten aus 300–400 m (Schweiz nördlich der Alpen) oder um solche aus den Alpen bis 2700 m ü. M., also unter ausserordentlich abweichenden ökologischen Bedingungen, handelte. Wohl bedingt die grosse Höhendifferenz einen gewissen Verzug hinsichtlich des Datums der Eiablage, doch hat dieselbe anscheinend keinen Einfluss auf die Zahl der Eier pro Gelege.

Corvus corax, *Nucifraga caryocatactes*, *Carduelis spinus*, *Chloroptila citrinella*, *Loxia curvirostra* und andere zeigen bezüglich des Brutbeginnes in höheren Lagen, zum Beispiel bei ungefähr 1800 m ü. M., kaum eine zeitliche Verschiebung gegen die wärmere Jahreszeit. Alle genannten Arten sind Winterbrüter, oder sie zeitigen ihre Gelege doch schon, wenn in der Umgebung des Nestes noch tiefer Schnee liegt. Anderseits hat E. P. TRATZ im Tirol bei *Corvus corone* eine Verschiebung der Brutperiode mit zunehmender Höhe über Meer konstatiert. Eine solche ist auch bei *Apus apus* und anderen Arten mehr für Lagen von etwa 1500–1800 m ü. M. bekannt; sie beträgt bei *A. apus* zum Beispiel 8–10 Tage (Regel) gegenüber den Verhältnissen im Tiefland und bedingt, dass sich auch der Wegzug der Segler im Sommer um eine entsprechende Zeitspanne verspätet. In Lagen von 1800 bis 2000 und mehr Metern über Meer ruft *Cuculus canorus* gewöhnlich bis gegen Mitte Juli, während der Kuckuck im Tiefland und in der Zone der niedrigeren Bergstufen seinen Ruf bereits Mitte Juni oder bis spätestens Ende dieses Monats einstellt.

A. SANDREUTER (1951) konnte an Hühnern und jungen Staren, die auf das Jungfraujoch (3457 m ü. M.) gebracht worden waren, nach einer gewissen Aufenthaltszeit die schon seit längerer Zeit bekannte Tatsache bestätigen, wonach der Hämoglobinwert und die Erythrozytenzahl bei Tieren, die aus dem Tiefland in grössere Höhen verfrachtet werden, zum Teil beträchtlich ansteigen.

Gemäss der bekannten Bergmannschen Regel wäre zu erwarten, dass in Höhenlagen von zum Beispiel 1800 und mehr Metern über Meer ausschliesslich Grossgimpel (etwa *Pyrrhula p. pyrrhula*) brüten. Noch im Jahre 1919 hat E. STRESEMANN die Vermutung ausgesprochen, dass das Alpengebiet wahrscheinlich von *P. p. pyrrhula* bewohnt werde. Im Oberengadin, bei mindestens 1800 m ü. M., pflanzen sich indessen auch kleine Gimpel fort. Man wird unter diesen Umständen die Frage aufwerfen müssen, wie die Erscheinung des Nebeneinandervorkommens grosser und kleiner Gimpelformen in der oberen subalpinen Stufe zu erklären ist.

J. STROHL (1910) glaubte aus den an den Herzen von *Lagopus mutus* und *L. lagopus* vergleichsweise erhobenen Befunden schliessen zu müssen, dass das Hochgebirge eine Vergrösserung des prozentualen Herzgewichtes bewirke. STIEVE (1933) kritisierte diese Schlussfolgerungen nicht zu Unrecht, indem er darauf hinwies, dass STROHL zwei voneinander recht verschiedene Arten untersucht bzw. verglichen habe. Eigene Feststellungen führten STIEVE eher zur Auffassung, dass aus höheren Lagen stammende Birkhühner, *Lyrurus tetrix*, ein kleineres Herz besitzen als aus dem Tiefland stammende Exemplare.

J. TROLLER (1935) zufolge zeigen 6 aus Lagen von 1800 bis 1850 m ü. M. stammende Wasseramseln, *Cinclus cinclus*, ein mittleres Herzgewicht von 1,56%, 3 aus Lagen von nur 400–500 m ü. M. stammende Individuen jedoch ein solches von durchschnittlich

1,85 %, ein Befund, der gleichfalls auf ein relativ kleineres Herz bei im Gebirge lebenden Vögeln hinweisen könnte. Das vorliegende Zahlenmaterial genügt leider noch nicht, um das aufgeworfene Problem zu lösen. Bekanntlich hat sich auch B. Rensch (1931) mit der Ermittlung von Herzgewichten bei in verschiedenen Höhenstufen heimischen Vögeln befasst. Seine Befunde sprechen eher wieder zugunsten der von Strohl vertretenen Ansicht.

Im Vergleich mit dem mitteleuropäischen Tiefland sind die Niederschlagsverhältnisse im Hochgebirge wesentlich verschieden. Die nicht selten auch im Sommer ergiebigen Schneefälle zwingen die in höheren Lagen heimischen Vögel zu frequenten und mehr oder weniger ausgedehnten Dislokationen in vertikaler und eventuell auch horizontaler Richtung; sie erschweren zudem die Aufzucht der Bruten.

Mit der Wald- und Baumgrenze im Gebirge verschwinden naturgemäss bestimmte Nahrungsquellen, Nistmöglichkeiten, Refugien, Warten, Signale usw. Diese Umstände erklären zwangslos die sprunghafte Abnahme der Vogelarten beim Übergang von der subalpinen zur alpinen Stufe. Lokale Insolations-, Feuchtigkeits-, Windverhältnisse usw. beeinflussen deutlich die Dichte der Besiedlung einer bestimmten Gegend durch die Vertreter einer bestimmten Vogelart. Überraschend wirkt, dass verschiedene Gegenden mit anscheinend gleichförmigen Umweltsverhältnissen ganz verschiedene Besiedlungsgrade aufweisen und dass Vogelarten, die in einem Tale gut vertreten sind, in einem unmittelbar benachbarten, das an sich vielleicht noch idealere Lebensbedingungen zu bieten vermöchte, überhaupt fehlen. Eine grosse Gleichförmigkeit der Vegetation, wie sie zum Beispiel im schweizerischen Nationalpark durch die gewaltigen Bergföhrenbestände auf den Rutschflächen gegeben ist, prägt auch der Begleitvogelwelt einen Stempel der Einförmigkeit auf.

Die Lufttemperatur übt im Gebirge auf die Vogelwelt vor allem indirekt einen bedeutenden Einfluss aus; von ihr hängt zum Teil der Stand der Vegetation, die Entwicklung und Entfaltung des Tierlebens, soweit es für die Erhaltung der Vögel in Frage kommt, die Intensität des menschlichen Verkehrs usw. ab. Dieser Einfluss offenbart sich markant im Tages- und Jahresrhythmus des Vogellebens. Aspektmässig und zeitlich decken sich die Jahreszeiten im Tiefland und Hochgebirge nicht.

Rassendifferenzierung

Besteht schon eine Hauptaufgabe der Alpenvogelkunde im Studium der Beziehungen zwischen der Innenwelt an sich bekannter Vögel und einer ganz spezifisch gestalteten Umwelt, so stellt die Erforschung der Herausbildung bestimmter Vogelrassen innerhalb der Alpenzone ein zweites Kardinalproblem dar, dessen Studium allerdings noch in den ersten Anfängen steckt. Wohl sind aus den Alpen mehrere Vogelrassen beschrieben, aber es sind noch kaum entscheidende Versuche zur Erklärung ihrer Entstehung gemacht worden. In Anbetracht der bemerkenswerten Invarianz des Vogelkörpers gegenüber der Einwirkung von Umweltfaktoren kommt mutmasslich der Isolation bestimmter Vogelpopulationen in bestimmten Abschnitten der Alpenzone eine nicht unbedeutende Rolle zu; die Herausbildung gewisser Dialekte im Gesang der Vögel ist, wenigstens zum Teil, wohl auf die Isolierung von Populationen zurückzuführen. Ansichten, wie etwa die-

jenige von F. GROEBBELS (1932), wonach Faktoren des Höhenklimas, die dauernd oder vorübergehend einwirken, wie etwa die Ultraviolettstrahlung, einer Vogelart bestimmte Rassencharaktere einzuprägen vermögen, sind mit grösster Vorsicht aufzunehmen und bedürfen jedenfalls strengster Prüfung. Analoges gilt für die Schlussfolgerungen, die aus den verdienstvollen Untersuchungen von B. RENSCH (zum Beispiel 1934, 1936) gezogen worden sind (oder eventuell gezogen werden könnten). Bevor die faktische Wirkung von Klimafaktoren auf die Grösse, Flügelform usw. von Vögeln nicht streng erwiesen ist, wäre es nach unserem Dafürhalten besser, zum mindesten aber vorsichtiger, nicht von «Klimaregeln», sondern von «geographischen Regeln» zu sprechen.

Hinsichtlich der Frage nach der Provenienz der sogenannten «Hochgebirgsvögel» wird man sich auch heute noch einige der von E. STRESEMANN bereits 1920 gemachten Vorstellungen zu eigen machen können. Zur Glazialrelikttheorie der Vögel im besonderen scheinen einige grundsätzliche Vorbehalte angezeigt zu sein, so einleuchtend diese Theorie auch sein mag. Nachdem in neuerer und neuester Zeit verschiedentlich Beweise für die Möglichkeit einer sprunghaften, spontanen und zum Teil bemerkenswert rapiden Ausbreitung verschiedener Vogelarten über die «angestammten» Arealgrenzen hinaus beigebracht werden konnten, gewinnt auch die Besiedlung der Alpen durch Vögel etwelches neues Interesse.

Vogelzug

Innerhalb der Alpenzone sind die meisten je im mitteleuropäischen Binnenlande festgestellten Vogelarten ebenfalls angetroffen worden, selbst typische Meeresvögel, wie etwa der am 3. Juni 1949 in der Nähe von Nussdorf bei Salzburg erbeutete junge Basstölpel, *Sula bassana*, verschiedene Sturmvögel usw.

Mit dem Vogelzug im Alpengebiet haben sich seit über 100 Jahren viele Forscher beschäftigt. H. R. SCHINZ wies schon 1837 auf die geringe Zahl der einschlägigen Beobachtungen und die Wünschbarkeit einer vermehrten Beobachtung des Vogelzuges auf den Alpenpässen hin. Im Urserntal hat anfangs des 19. Jahrhunderts namentlich F. J. NAGER den Durchzug der Vögel verfolgt und viele Belegexemplare gesammelt. In der Schweiz haben dann besonders H. VON SALIS, CH. MANNI, K. BRETSCHER, G. VON BURG, A. SCHIFFERLI sen., O. MEYLAN, F. HEILFURTH, A. MASAREY, E. SUTTER und Mitarbeiter dem Vogelzug in der Alpenzone Aufmerksamkeit geschenkt.

Heute wissen wir, dass alljährlich eine grosse Menge von Vögeln in Vertretern zahlreicher Arten die Alpenkette mehr oder minder regelmässig durchwandert, wobei der Herbstzug in der Regel stärker ist als der Frühlingszug. In gewissen Tälern, zum Beispiel im transversal verlaufenden Engadin, erreicht der Durchzug mitunter sehr beträchtliche Ausmasse, wie E. SUTTER *et al.* erst kürzlich wieder nachweisen konnten. Im wesentlichen lassen sich zwei Zugstypen unterscheiden:

a) der «Hochflug» (Vol au niveau des cimes), welcher über die Gipfelflur der Alpen in breiter Front NS oder SN führt. Die zur Durchquerung der Alpenzone zurückgelegte Strecke ist in diesem Falle die kürzest mögliche (Vertreter: Raubvögel, Kraniche, Gänse).

b) der «Tiefflug». Er führt in Erdnähe dahin, den Sohlen der Talzüge entlang und über die Pässe in vielfach geknickter Linie. Höhen werden allmählich überwunden. Die Wegstrecke ist länger als beim Hochflug, der Zug erfolgt auf schmalen Fronten (Vertreter: Rauchschwalbe, Finken).

In den Alpen werden «Leitlinien» im Sinne Geyr von Schweppenburgs teils befolgt, teils nicht. Schafstelzen, *Motacilla flava*, wandern zum Beispiel teilweise über die 3246 m hohen Diablerets, statt den nahen, viel tieferen Col du Pillon zu benützen. Die Zugverhältnisse sind oft sehr kompliziert; dies mag zum Teil davon herrühren, dass sich manche Zugvögel in «Sackgassen» verirren, woraus sie dann «à tout prix» einen Ausweg suchen müssen, um den Zug in der allgemeinen Wanderrichtung fortsetzen zu können. Bekanntlich vollzieht sich ein starker Zug quer über die Juraketten hin. Es hält schwer, für das Alpengebiet allgemeine Zugsregeln zu formulieren; die Verhältnisse wechseln nicht selten von Art zu Art, auch wenn die Spezies nahe miteinander verwandt sind.

Bemerkenswert sind die Funde von offenbar auf dem Zuge verunglückten Vögeln in grossen Höhen. In manchen Fällen ist anzunehmen, dass die betreffenden Individuen durch starke Winde verfrachtet worden sind. So wurden auf dem Gipfel des Finsteraarhorns (4275 m ü.M.) ein Pirol, *Oriolus oriolus*, auf der Jungfrau (4188 m) ein Birkenzeisig, *Carduelis flammea*, und auf dem Grat der Crest'Agüzza bei 3600 m ü.M. wiederholt Mauersegler, *Apus apus*, gefunden.

Es wäre reizvoll, Vergleiche zwischen der Vogelwelt der Alpen mit den ausseralpinen Gebirgen, den Pyrenäen, Karpathen, dem Kaukasus, den Bergfluchten des Himalaya, den afrikanischen, neuseeländischen, nord- und südamerikanischen Gebirgen usw. anzustellen. Vorläufig bietet jedoch die mittel- bzw. südeuropäische Alpenzone noch so viele ungelöste Aufgaben, dass es sich empfiehlt, sich zunächst diesen zuzuwenden.

LITERATUR

Groebbels, F. (1932): *Der Vogel.* Bd. 1. Berlin.

Kerner, A., und Hansen, A. (1916): *Pflanzenleben.* Leipzig und Wien.

Meylan, O. (1928): *Déterminisme et norme en biologie ornithologique.* Orn. Beob. *25:* 61–63, 78–81.

Rensch, B. (1930) [1931]: *Der Einfluss des Tropenklimas auf den Vogel.* Proc. 7th Int. Orn. Congr. Amsterdam: 197–205.

– (1934) [1938]: *Einwirkung des Klimas bei der Ausprägung von Vogelrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Flügelform und der Eizahl.* Proc. 8th Int. Orn. Congr. Oxford: 285–311.

– (1936): *Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Säugern.* Arch. Naturgesch. [N.F.] *5:* 317–363.

Sandreuter, A. (1951): *Vergleichende Untersuchungen über die Blutbildung in der Ontogenese von Haushuhn (Gallus gallus* L.) *und Star (Sturnus v. vulgaris).* Acta Anat. Supplem. 1 ad Vol. *11:* 54f.

Stieve, H. (1933): *Untersuchungen an Wirbeltierherzen. I. Einfluss des Aufenthaltes in hohen Lagen auf die Herzgrösse einiger Vogelarten.* Zool. Anz. *101:* 233–246.

Stresemann, E. (1919): *Über die europäischen Gimpel.* Beitr. Zoogeogr. paläarkt. Region. *1:* 25–56.

– (1920): *Die Herkunft der Hochgebirgsvögel Europas.* Jber. Cl. Nederl. Vogelkundig. *10:* 71–93.

Strohl, J. (1910): *Die Massenverhältnisse des Herzens im Hochgebirge. I. Ein Vergleich zwischen Alpen- und Moorschneehühnern.* Zool. Jb. (Abt. allg. Zool. Physiol.) *30:* 1–44.

Troller, J. (1935): *Die Wasseramsel, Cinclus cinclus* L., *und ihre Unterarten in der Schweiz.* Schweiz. Arch. Orn. *1,* 193–224.

Vaughan, R. (1952): Riv. Ital. Orn. *22:* 162. Ibid. *23:* 138 (1953).

Wallengren, G. D. J. (1855): *Die Brützonen der Vögel innerhalb Skandinavien.* Naumannia *5:* 429ff.

L'évolution de l'avifaune suisse dans la première moitié du XXe siècle

Paul Géroudet
Genève

La Suisse n'est pas restée à l'écart du dynamisme des faunes qu'on signale un peu partout. Toutefois, les modifications observées sont moins accusées que dans les contrées septentrionales de l'Europe, probablement parce que le climat n'a pas subi un réchauffement aussi sensible. Je me suis abstenu d'étudier ici l'évolution météorologique.

Sur le XIXe siècle, nous ne pouvons rien dire de très précis, sinon que la Suisse a perdu le Gypaète barbu *Gypaëtus barbatus* et le Percnoptère d'Égypte *Neophron percnopterus*. Nos connaissances sur la situation ornithologique au début du XXe siècle sont aussi assez maigres et imprécises, et cela rend difficile une appréciation claire de ce qui s'est passé ensuite.

Au cours de ces 50 dernières années, notre science s'est très vite développée: des sociétés se sont constituées, des publications périodiques ont vu le jour, les observateurs qualifiés sont devenus plus nombreux, et leurs techniques, leurs instruments, leurs moyens de locomotion, leurs idées et leur documentation se sont perfectionnés. Aussi n'est-il pas étonnant que la plupart des renseignements sur lesquels on puisse baser une étude faunistique ne remontent guère à plus de 25 ou 30 ans. L'évolution de l'ornithologie rend parfois malaisé de distinguer une modification véritable de l'avifaune de ce qui est dû à des découvertes de faits ignorés.

L'évolution du pays

La Suisse que nous connaissons n'est pas celle d'il y a 50 ans. Sa population, qui était de 2400000 habitants en 1850, avait déjà passé à 3300000 en 1900. En 1950, elle était de plus de 4700000 habitants. L'augmentation est concentrée surtout dans les zones industrielles et urbaines. L'agriculture, adoptant les méthodes de production intensive et la mécanisation du travail, a modifié le détail des paysages. Un peu partout, les haies ont disparu, les petits bois et les terrains incultes ont été défrichés, les marais ont été drainés. L'extension forcée des terres cultivées pendant les 2 dernières guerres a été particulièrement fâcheuse pour les Oiseaux de ces derniers milieux. La plupart des cours d'eau grands et petits ont été endigués, corrigés, et des barrages hydro-électriques ont achevé de les abîmer en les transformant en bassins souvent pollués. Il faut encore tenir compte de l'extension des zones habitées, de la multiplication des constructions le long des cours d'eau et des lacs, de l'agitation que font régner les campeurs et baigneurs dans les sites encore naturels. La montagne n'est pas épargnée: les grands barrages alpins et les dérivations de torrents y causent un trouble profond, les conduites aériennes d'électricité

tendent leurs fils partout; le tourisme hivernal, la construction d'hôtels, de téléfériques, télésièges et monte-pente contribuent à changer le visage de la montagne et à modifier le caractère de la faune. Bref, quelques dizaines d'années ont suffi à l'industrie humaine pour altérer sensiblement l'aspect originel de la nature.

Ce tableau sommaire n'a pas que des côtés sombres, car nous pouvons constater en revanche que le mouvement pour la protection de la nature, né au début du siècle, s'est affirmé et devient une force. On se préoccupe de sauvegarder les sites, de créer des réserves naturelles et de préserver la faune, notamment par l'établissement du Parc national et des districts francs alpins. Les lois sur la chasse ont subi des revisions et deviennent de plus en plus conservatrices. Enfin, le sentiment de la nature s'est développé, la population est mieux informée et mieux disposée à l'égard de la vie animale.

En examinant l'évolution de l'avifaune, nous reconnaîtrons maintes fois les incidences heureuses ou néfastes de l'évolution humaine. En d'autres cas, l'homme n'a eu aucune influence, et les changements observés sont des phénomènes purement naturels.

Les oiseaux nicheurs

Nous considérerons d'abord les oiseaux qui ont disparu depuis le début du siècle, ceux qui ont diminué, ou au contraire augmenté en nombre, et enfin les espèces dont la nidification a été prouvée pour la première fois en Suisse pendant ces 50 années. Dans chacune de ces divisions, je suivrai en général l'ordre systématique de Wetmore.

Les nicheurs perdus

La Cigogne blanche *Ciconia ciconia* nichait encore en nombre respectable au début du siècle: on estime à environ 150 couples la population suisse vers 1900. Un recul s'était déjà manifesté, puisqu'on connaissait alors 140 nids abandonnés depuis peu. La diminution s'accentua rapidement: de 1920 à 1930 plus que 50 couples; de 1930 à 1940: 16; en 1948: 6 couples seulement. En 1949, le dernier nid de Cigogne était occupé, et l'on n'a plus signalé de nidification depuis lors dans notre pays. Il est difficile d'attribuer cette disparition uniquement aux drainages et aux accidents causés par les fils électriques. Un recul naturel vers le nord paraît plus plausible.

Le dernier couple de Balbuzard *Pandion haliaëtus* tenta de nicher en 1915 au bord du Rhin, au nord de Zurich. Cette perte est due très probablement aux persécutions dont ce rapace était l'objet.

Le Chevalier gambette *Tringa totanus* habita le marais d'Uznach jusqu'en 1919, selon Hans Noll, et a niché au lac Inférieur près de Constance jusqu'en 1929. Depuis lors, aucune preuve de nidification n'est connue.

Je rangerais aussi la Gorgebleue *Cyanosylvia svecica* parmi les nicheurs disparus, si les renseignements sur son statut d'autrefois n'étaient si vagues et si j'étais certain que l'espèce ne se reproduit vraiment plus en Suisse. Aucun indice sûr et récent n'existe de sa nidification.

Espèces en diminution

Les assèchements de marais et les corrections de cours d'eau ont fortement diminué le nombre des Oiseaux aquatiques. En général, leur distribution se limite maintenant à

quelques localités, restées favorables grâce à des mesures de protection. Cela est déjà sensible pour les Anatidés; ce l'est bien davantage pour les limicoles. Le Chevalier guignette *Tringa hypoleucos*, et surtout le Petit Gravelot *Charadrius dubius*, ont été éliminés de la plupart des cours d'eau avec les îles détruites par les travaux et les barrages. Les milieux propices au Courlis cendré *Numenius arquata*, autrefois assez étendus, se sont réduits ou ont disparu; comme cette espèce ne s'adapte pas aux cultures, sa distribution devient nettement vestigiale. Plus plastique, le Vanneau huppé *Vanellus vanellus* se maintient dans les champs qui ont remplacé les marais drainés, mais lui aussi a subi une forte diminution; toutefois, la population des Vanneaux donne des signes de vitalité qui permettent de rester optimiste quant à son avenir. La Bécassine *Capella gallinago* a vu également son milieu vital se restreindre fortement.

Parmi les Rallidés, le Râle de genêts *Crex crex* s'est raréfié dans de grandes proportions, tant à cause des drainages que des destructions opérées par les fenaisons à la machine, de plus en plus hâtives.

Les corrections de cours d'eau déjà mentionnées ont encore été néfastes aux Sternes pierregarins *Sterna hirundo* qui nichaient sur les îles des rivières, par exemple sur l'Aar. Les colonies de cette espèce sont moins nombreuses, et seule une protection attentive peut garantir leur avenir.

Parmi les Gallinacés, je n'ai pas assez de données sur les espèces montagnardes pour conclure à une diminution, dont se plaignent les chasseurs. Le plus atteint de ces Oiseaux est, sans conteste, la Perdrix grise *Perdix perdix* dont la souche indigène est presque partout si réduite que les chasseurs doivent maintenir l'espèce artificiellement par des lâchers massifs d'Oiseaux étrangers. Les méthodes agricoles en vigueur et le nombre excessif des chasseurs lui sont également préjudiciables. La Caille *Coturnix coturnix* était beaucoup plus commune il y a 50 ans, mais les fluctuations annuelles de cette espèce sont si fortes qu'une appréciation objective de sa diminution est bien malaisée.

On s'attendrait à voir figurer ici des rapaces, et en particulier l'Aigle royal *Aquila chrysaëtos*. Il est indéniable que les rapaces diurnes ont subi une diminution dans la première moitié de ce demi-siècle. Les mesures protectrices prises à leur égard par la Loi fédérale sur la chasse de 1925, dispositions renforcées par la suite, ont eu d'heureux effets, si bien que ces Oiseaux ont retrouvé une densité assez normale. Je ne crois pas qu'il soient moins nombreux qu'au début du siècle, même l'Aigle, même l'Autour *Accipiter gentilis*, pourtant très exposé aux persécutions. A part le Balbuzard, disparu dans une période critique, il faut citer le Circaète *Circaëtus gallicus* qui semble avoir abandonné le Jura suisse au début du siècle; cependant, il se maintient dans le Tessin et dans l'extrême Sud-ouest, dans le territoire français limitrophe.

Le Hibou grand-duc *Bubo bubo* était encore nicheur au début du XX[e] siècle dans certaines localités du Jura, dans les vallons encaissés du plateau, et il était assez répandu dans les Alpes. Détruit avec acharnement, il disparut en dehors des Alpes, puis sa protection totale intervint en 1925. Le silence se fit sur son compte, mais des observations récentes le signalent de nouveau dans plusieurs vallées alpines et même sur le plateau bernois. Il est gravement menacé par la multiplication des câbles, des conduites électriques et des téléfériques qui en tuent chaque année plusieurs individus.

Dans les Alpes encore, le Crave *Coracia pyrrhocorax*, rare et localisé, paraît en diminution,

encore qu'on sache peu de choses sur ce que fut sa distribution il y a 50 ans. Le Merle bleu *Monticola solitarius* semble avoir disparu du Valais; au Tessin, où il niche encore, les dénichages auraient bien diminué la population indigène.

Le Cochevis huppé *Galerida cristata* n'a jamais été abondant, ni répandu, et se cantonnait dans les zones suburbaines. L'espèce a disparu de la plupart des localités où elle était signalée jusqu'en 1930-1940, et cela probablement à cause de la disparition des chevaux de trait. C'est de Bâle et de Coire que proviennent les notes les plus récentes sur sa nidification.

Il est encore d'autres espèces dont les effectifs ont certainement diminué; ce sont avant tout celles des haies et des vieux arbres, c'est-à-dire la Huppe *Upupa epops*, les rapaces nocturnes et un certain nombre de passereaux, dont le biotope se réduit chaque année davantage; il en va de même pour le Martin-pêcheur *Alcedo atthis*. Enfin, le nombre de certains Oiseaux est soumis à des variations périodiques, encore trop mal connues pour qu'on puisse affirmer qu'ils ont diminué ou augmenté. Il n'en sera pas question ici.

Espèces en augmentation

Le Héron cendré *Ardea cinerea* nous fournit l'exemple d'une augmentation spectaculaire. Au début de ce siècle, une persécution acharnée lui avait déjà fait perdre beaucoup de terrain; on peut estimer que les quelques colonies existant vers 1900 comptaient une cinquantaine de couples. La population indigène atteignit un niveau critique entre 1920 et 1930: on craignit la disparition totale des nicheurs. La protection imposée par la loi sur la chasse de 1925 permit aux Hérons cendrés de récupérer lentement, puis de prospérer à partir de 1940 environ et de former un peu partout de nouvelles colonies. La population actuelle est estimée en Suisse à 500 couples nicheurs, mais tend maintenant à se stabiliser, sinon à reculer légèrement. Il est probable que ce n'est pas seulement la protection, mais encore l'augmentation des poissons blancs favorisée par l'eutrophisation des eaux, qui a permis à l'espèce de se développer à nouveau.

Vers 1900, le Harle bièvre *Mergus merganser* était peu connu comme nicheur, et il était certainement moins répandu que de nos jours. Tout en faisant la part d'une observation plus intense, je crois que l'espèce a augmenté depuis cette époque et a occupé plusieurs régions qu'elle n'habitait pas auparavant. Il en va de même du Grèbe huppé *Podiceps cristatus*, mais sur une plus grande échelle. On peut aussi affirmer que la Foulque *Fulica atra* est un Oiseau nicheur beaucoup plus répandu et plus abondant qu'au début du siècle, car les documents de l'époque la considèrent comme peu nombreuse. Le premier nid trouvé au Fanel (lac de Neuchâtel) date de 1912. L'augmentation des nicheurs correspond d'ailleurs à celle des hivernants.

Voici un demi-siècle, la Mouette rieuse *Larus ridibundus* ne nichait qu'en petit nombre, et seulement dans les marais de la Linth, où les œufs étaient alors ramassés. La protection de ces marais, intervenue en 1914, eut d'heureuses conséquences: la colonie comptait 120 couples en 1916, 400 en 1921 et 500-600 en 1929, effectif demeuré assez stable depuis lors. Des colonies plus ou moins temporaires ont été signalées depuis 20 ans sur le lac de Pfäffikon, au marais de Neerach et sur le lac de Neuchâtel.

Le Milan noir *Milvus migrans* est devenu le rapace le plus abondant au bord de nos lacs

et cours d'eau, et il se répand encore, nichant même à l'altitude de 1000 m au lac de Joux et à Champéry. Cette prospérité peut être aussi due à l'eutrophisation croissante des eaux et à une mortalité plus forte chez les poissons.

Le Martinet alpin *Apus melba* s'est notablement accru dans les localités du plateau septentrional et central, où il niche dans les édifices, alors que ses colonies rupestres des Alpes ne paraissent guère avoir augmenté, au contraire.

De divers côtés, on signale que le Pigeon colombin *Columba oenas* se répand et augmente en nombre, cela surtout dans les régions où l'on favorise sa reproduction par des nichoirs artificiels. C'est sans doute aussi à la pose de nichoirs que l'on doit l'augmentation du Gobemouche noir *Muscicapa hypoleuca*, devenu commun dans l'est, le nord et le centre de la Suisse. Une progression lente vers l'ouest semble indiquer pourtant une poussée dynamique de l'espèce.

D'autres passereaux ont accru leurs effectifs au cours de ce demi-siècle; je citerai le Merle noir *Turdus merula* et l'Étourneau *Sturnus vulgaris*, qui bénéficient de conditions très favorables, et la plupart des Oiseaux vivant aux côtés de l'homme, en général dans ses jardins et ses parcs, où la densité de la population avienne atteint son maximum. Malheureusement, des données numériques nous manquent pour pouvoir préciser cette évolution.

Les gains

L'avifaune suisse a enregistré des adjonctions appréciables en ce demi-siècle. Plusieurs découvertes sont dues à l'évolution de l'ornithologie, et peut-être pas à une véritable extension d'habitat. Certaines premières nidifications constatées sont restées isolées, sans lendemain. Mais d'autres espèces ont effectivement étendu leur aire de reproduction jusqu'en Suisse et d'une façon plus durable. Le Grèbe à cou noir *Podiceps caspicus* a niché depuis 1929 au lac Inférieur, près de notre frontière, et au moins une fois sur celui de Sempach. C'est maintenant un estivant régulier sur le haut lac Léman où il pourrait nicher prochainement. Des nids de Hérons pourprés *Ardea purpurea* ont été découverts en 1941 au bord du lac de Neuchâtel, où, depuis lors, cette espèce forme chaque année deux ou trois colonies et tend à s'accroître. Parmi les Anatidés, la nidification du Canard souchet *Spatula clypeata* a été signalée plusieurs fois depuis 1941 au marais d'Uznach; elle avait été aussi constatée en 1917 près de Genève. La reproduction de la Nette rousse *Netta rufina* a été observée à partir de 1919-1923 au lac Inférieur, puis sur le haut lac de Constance, sur nos confins du Nord-Est. Le premier nid de Milouin *Aythya ferina* a été trouvé en 1952 au bord du lac de Neuchâtel; des estivants de cette espèce sont de plus en plus fréquents. Un nid de Morillon *Aythya fuligula* a été signalé en 1940 en aval de Zurich sur la Limmat, mais le fait aurait dû être mieux vérifié pour être admis sans réserves, et il n'eut pas de lendemain; le Morillon estive régulièrement et en nombre croissant.

Deux nidifications isolées de Busards ont été prouvées depuis 1900: celle du Busard Saint-Martin *Circus cyaneus*, en 1917 près de Genève, et celle du Busard cendré *Circus pygargus*, en 1951 dans le Bas-Valai . Cette dernière espèce se reproduit probablement encore près de Genève. Enfin, on a soupçonné dernièrement que le Busard des roseaux *Circus aeruginosus* pourrait nicher au bord du lac de Neuchâtel, mais la preuve manque encore. Chez les Rallidés, la nidification de la Marouette poussin *Porzana parva* a été

observée en 1948 au lac de Neuchâtel, où la présence de l'espèce a été confirmée par la suite. Mentionnons pour mémoire la petite colonie de Guifettes moustacs *Chlidonias hybrida*, qui s'installa en 1931 sur le lac Inférieur, peu en dehors de nos frontières; cet événement resta exceptionnel.

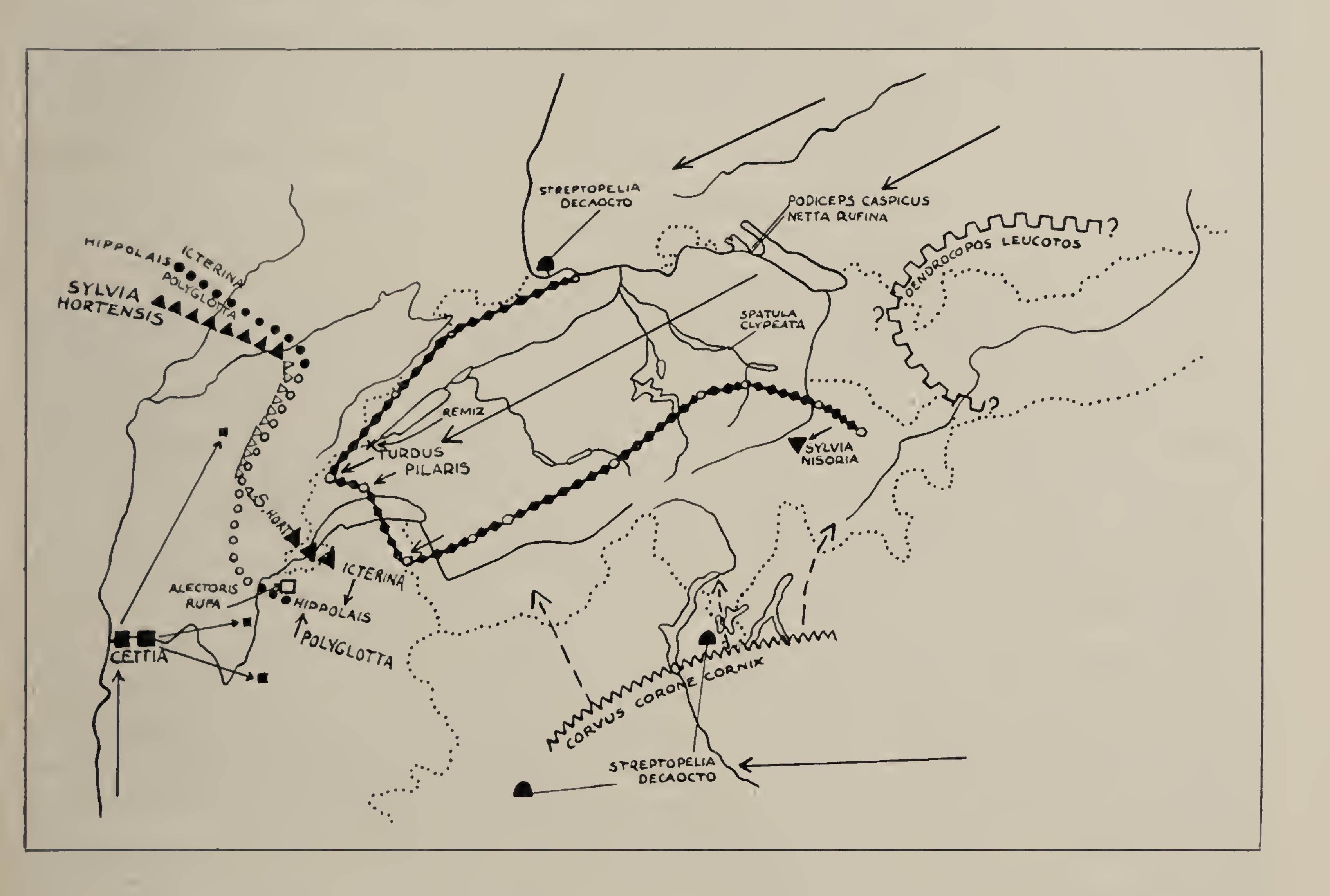


Figure 1. Situation actuelle de quelques espèces d'Oiseaux en Suisse et dans ses environs.

Cette carte est une esquisse partielle, préludant à une étude plus détaillée de la biogéographie ornithologique de ces régions. Elle illustre certains faits mentionnés dans le travail ci-contre et la position de la Suisse par rapport à la distribution de plusieurs espèces.

Dans le sud-ouest: influence méditerranéenne remontant la vallée du Rhône. *Cettia cetti*, *Hippolais polyglotta* et *Alectoris rufa* sont proches de la frontière suisse; *Sylvia hortensis* a sa limite septentrionale dans le pays de Genève. Remarquer le décrochement provoqué par le plissement du Jura et l'avance des limites vers le nord dans le bassin de la Saône.

Au nord-est: influence orientale et septentrionale. Progression de *Turdus pilaris* dans le Jura, sur le plateau et contre le front nord des Alpes, jusqu'au lac Léman; installation de *Podiceps caspicus*, *Spatula clypeata*, *Netta rufina* dans les marais du nord-est, de *Remiz pendulinus* dans la plaine de l'Orbe, de *Sylvia nisoria* dans les Grisons; proximité de *Dendrocopos leucotos* dans les Alpes orientales. *Streptopelia decaocto* a effleuré la frontière nord et n'a pas pénétré au sud du Rhin.

Au sud, cette dernière espèce se propage dans la plaine de Lombardie et arrive aux confins du Tessin méridional. *Corvus corone cornix* se mêle à *Corvus c. corone* au pied des Alpes, et son influence se manifeste jusque dans le Valais et en Engadine.

Pour des raisons pratiques, on a renoncé à représenter les limites d'autres espèces telles que *Ardea purpurea*, *Egretta garzetta*, *Nycticorax nycticorax*, *Anas strepera*, *Aythya ferina*, *Mergus merganser*, *Circaëtus gallicus*, *Burhinus oedicnemus*, *Numenius arquata*, *Apus melba*, *Ptyonoprogne rupestris*, *Monticola saxatilis*, *Saxicola torquata*, *Muscicapa albicollis*, *Emberiza cirlus*, *Emberiza cia*, etc.

Ce fut une grande surprise, en 1952, lorsque des nids de Mésange rémiz *Remiz pendulinus*, les premiers en Suisse, furent découverts dans la plaine de l'Orbe; l'espèce est revenue en 1953 et en 1954. La même année, un nid de Fauvette épervière *Sylvia nisoria* était trouvé dans les Grisons, également pour la première fois en Suisse. J'en arrive à un événement faunistique remarquable: l'expansion de la Grive litorne *Turdus pilaris*. L'apparition de l'espèce comme nicheuse est signalée en 1923 au Greifensee et au Marais de Wauwil, en 1924 en Thurgovie, en 1925 dans le Rheintal et en 1927 au bord du lac de Neuchâtel. Puis, en même temps que le nombre des nicheurs et des colonies s'accroissait, la colonisation progressa vers le sud-ouest. En 1949, une colonie était observée dans le bassin du Léman. Actuellement, la Grive litorne atteint une ligne passant par le lac de Joux, Morges et Morgins. En moins de 30 ans, elle a conquis une bonne partie du pays, par une avance linéaire de quelque 250 km.

Pendant ce demi-siècle, il est encore deux espèces dont le nid a été trouvé pour la première fois en Suisse, mais ce ne sont certainement pas des acquisitions récentes de notre avifaune. Il s'agit d'abord du Pipit farlouse *Anthus pratensis*, qui habite sans doute depuis longtemps certaines tourbières du Jura. La Bergeronnette printanière *Motacilla flava* a niché sporadiquement ces dernières années, toujours par couples rares et isolés. A ce propos, il est intéressant de remarquer que plusieurs des mâles observés au moment des nichées, présentaient des caractères intermédiaires entre les races *flava* et *cinereocapilla*, notamment près de Bâle en Alsace, au lac de Bienne et dans la vallée d'Uri.

Il n'est pas encore permis d'inscrire avec certitude le Canard chipeau *Anas strepera* parmi les Oiseaux nicheurs; on a de fortes présomptions qu'il se reproduit, mais les preuves manquent encore; l'espèce se montre en nombre de plus en plus grand chaque année et séjourne en été. Quant à la Tourterelle turque *Streptopelia decaocto*, rien ne permet d'affirmer qu'elle ait niché, bien que sa présence près de Bâle soit dûment certifiée en 1952. Enfin, il n'est pas exclu que la Locustelle luscinioïde *Locustella luscinioides* se reproduise parfois çà et là, car elle a été observée à l'époque de la nidification au bord des lacs de Neuchâtel et de Zurich depuis 1948.

Ce panorama très sommaire des modifications subies par la faune des Oiseaux nicheurs montre surtout une progression d'éléments plutôt orientaux vers le sud-ouest, tandis que l'apport méditerranéen est plus faible.

Je devrais encore signaler l'adaptation croissante de nombreuses espèces aux conditions écologiques urbaines et suburbaines. Il s'agit surtout des passereaux et du Pigeon ramier *Columba palumbus*. Toutefois, la Grive musicienne *Turdus ericetorum* n'est pas encore devenue un Oiseau des jardins et des parcs, sauf peut-être à Bâle.

Les migrateurs

L'étude systématique des migrations est trop récente pour qu'on puisse discerner des modifications dans le nombre et la diversité des Oiseaux qui passent en Suisse. Il serait vain d'énumérer ici toutes les espèces qui ont été signalées pour la première fois au cours de ce demi-siècle dans notre pays; elles sont pour la plupart accidentelles. Le passage des Cigognes *Ciconia ciconia* est naturellement beaucoup moins abondant qu'autrefois. En revanche, l'apparition de l'Aigrette garzette *Egretta garzetta* et du Héron bihoreau *Nycti-*

corax nycticorax est devenue de plus en plus fréquente, et même régulière au printemps, ce qui correspond à la progression de ces Ardéidés dans l'est de la France. On pourrait aussi noter que certains rapaces comme le Balbuzard *Pandion haliaëtus*[1] et le Busard des roseaux *Circus aeruginosus* traversent notre pays en nombre plus grand qu'il y a 20 ou 30 ans. La présence de Goélands argentés *Larus argentatus* sur les lacs suisses est de plus en plus fréquente et abondante depuis une dizaine d'années; il s'agit d'une part d'Oiseaux méditerranéens ayant remonté le Rhône vers le Léman (il en vient aussi sur les lacs du Tessin), d'autre part des Goélands relâchés en Bavière à des fins expérimentales.

Les hivernants

L'évolution la plus frappante de notre avifaune hivernale a été observée sur les lacs. Elle paraît avoir commencé entre 1880 et 1890, et s'est accélérée depuis 1910. Au début du siècle, des groupements d'Oiseaux d'eau commençaient à se cantonner chaque hiver en des lieux où on ne les voyait pas séjourner auparavant. Aujourd'hui, nos lacs et nos cours d'eau du plateau reçoivent une population d'hivernants très importante, dont la composition a été étudiée ces dernières années par des recensements. Il s'agit notamment des Foulques *Fulica atra*, dont le contingent est estimé à 37000-40000 individus, alors qu'il en hivernait fort peu au début du siècle; puis des Canards de surface et plongeurs (environ 50000), des Mouettes rieuses *Larus ridibundus* (environ 30000) qui sont rapidement devenues des parasites des agglomérations humaines; des Grèbes huppés *Podiceps cristatus* (environ 10000), puis d'autres espèces moins nombreuses, mais dont l'augmentation récente est tout aussi remarquable. Citons le Cormoran *Phalacrocorax carbo*, Oiseau de passage rare vers 1900, qui commença à hiverner en 1923-1924 sur le lac de Neuchâtel, puis devint un hôte régulier et en nombre croissant de septembre à avril; actuellement, on peut estimer que 175 individus au moins s'installant chaque hiver. Le Grèbe à cou noir *Podiceps caspicus* est aussi en augmentation constante, surtout sur le lac Léman, où le recensement hivernal de fin 1952 en comptait plus de 800 individus.

Il y a 50 ans, de telles quantités d'hivernants étaient inconnues, et une telle augmentation paraît surprenante. Selon toute probabilité, nous la devons à l'eutrophisation croissante des eaux, produite par le développement des agglomérations et l'extension de leur système d'égouts. Cette altération a favorisé la multiplication de diverses plantes aquatiques et d'organismes servant de nourriture aux Oiseaux d'eau; elle a fait pulluler les poissons blancs qui attirent les Grèbes, Harles, Cormorans – et aussi les Hérons. D'autre part, les barrages de cours d'eau, notamment de l'Aar et du Rhin, ont créé des bassins eutrophes favorables et riches en nourriture. Indirectement, l'homme a été un profit pour les Oiseaux, si regrettable que puissent être ces faits à d'autres égards.

Dans beaucoup de localités des basses vallées ou au pied des Alpes, les Chocards *Coracia graculus* sont devenus des Oiseaux familiers en hiver, qui se posent sur les maisons et se font nourrir comme les Mouettes rieuses dans les villes du plateau. Le nourrissage hivernal contribue aussi à retenir autour des habitations beaucoup plus de Merles, de

[1] Le Balbuzard est devenu beaucoup plus abondant comme nicheur en Suède, me dit Kai Curry-Lindahl, et c'est sans doute la cause de sa fréquence accrue en Suisse aux époques des passages.

Mésanges, de Verdiers. Enfin, il semble que l'Accenteur mouchet *Prunella modularis* n'est devenu un hivernant régulier que tout récemment; la Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla* est observée en hiver plus fréquemment qu'autrefois, bien qu'elle soit encore très rare à cette saison.

Conclusion

De tout ce qui précède, nous pouvons conclure que l'avifaune suisse s'est enrichie en variété durant ce dernier demi-siècle, et que ce n'est pas seulement une illusion que nous donne le développement de l'ornithologie de terrain. Si l'activité humaine se révèle souvent bénéfique pour des espèces qui savent en profiter, il est certain par contre qu'elle a dégradé de nombreux biotopes intéressants et entraîné une réduction importante des effectifs chez les espèces attachées à ces biotopes.

Peut-on prévoir l'avenir de l'avifaune suisse? Il est clair que l'influence humaine s'imprimera de plus en plus sur le visage de la nature. Même si des mesures de protection plus scientifiques arrivent à en corriger certains effets néfastes, nous devons nous attendre à un appauvrissement des milieux naturels et à une forte diminution des espèces incapables de s'adapter.

En contre-partie, nous pouvons envisager quelques enrichissements. Il est possible que les héronnières incitent les Aigrettes garzettes et les Bihoreaux à nicher en Suisse. Du sud-ouest et du sud, on peut espérer que la Bouscarle *Cettia cetti* remontera le Rhône jusqu'au Léman, et que l'Hypolaïs polyglotte *Hippolais polyglotta* nichera près de Genève ou même dans le Tessin[1]. Du nord-est, la Suisse sera peut-être colonisée par la Tourterelle turque, et l'on peut se demander si le Pic syriaque *Dendrocopos syriacus* n'arrivera pas dans l'est du pays par l'Autriche. Enfin, il n'est pas exclu que le Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos* s'installe dans les Grisons, dont il est fort proche. Sans doute, ce sont là des spéculations, mais l'histoire ornithologique de ce demi-siècle est là pour nous apprendre qu'une avifaune évolue rapidement, nous réservant aussi bien d'heureuses surprises que des déceptions.

En terminant cet exposé général, qui ne prétend pas à être complet, j'exprime le vœu que la dynamique des avifaunes soit étudiée dans un cadre plus étendu. Tout le respect que je dois aux frontières nationales ne m'empêche pas de les considérer comme des barrières très gênantes pour les ornithologues, puisque les Oiseaux les ignorent. Plus encore que par le passé, ces obstacles artificiels devraient tomber entre les ornithologistes du continent, afin que leurs recherches et leurs publications soient mieux coordonnées, afin que la coopération internationale dont nous avons déjà maints exemples réjouissants se développe encore davantage. Alors se dessineront plus clairement les grandes lignes et les faces diverses de l'évolution du monde des Oiseaux.

---

[1] Cette dernière prévision est déjà réalisée: en juin 1954, une excursion postérieure au Congrès a rencontré *Hippolais polyglotta* au Tessin; la nidification est probable, mais non prouvée. A la même époque, *Locustella luscinioides* a été observée dans la basse vallée du Tessin; là encore, aucune preuve de reproduction n'a été apportée. En dernière heure, je puis encore ajouter qu'en 1955 les nidifications de *Circus aeruginosus*, *Streptopelia decaocto* (Zurich) et *Bucephala clangula* (Léman) ont été signalées en Suisse!

Ornithology in the U.S.S.R. in the Post-War Period

A. I. Ivanov

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the U.S.S.R., Leningrad

Let me acquaint you with the modern state of investigations in ornithology which are carried on in the Soviet Union. A piece of very useful work was done by professor Hans Johansen in 1952 when he published in the "Ibis" a more or less complete survey of the state of ornithology in the U. S. S. R. But in his survey he spoke chiefly about the pre-war period. For that reason I shall speak only about the post-war period, about the work which has been done since 1945.

Ornithological investigations in the U. S. S. R. are carried on by a great number of different organisations. Besides the central and very well known institutions such as the Zoological Institute of the Academy of Sciences in Leningrad and the Zoological Museum in Moscow, there are a great many scientific institutes in different parts of our country. I ought to mention here the Academies of Sciences in the Ukraine, in Estonia, and in Kazakhstan, several Branches of the Academy of Sciences of the U. S. S. R., many state reserves, the Central Bureau for Bird-ringing, universities and colleges. The plans of investigation work carried on by the Academies of Sciences and the state reserves are coordinated every year. It allows our scientific workers to carry on the investigations more purposefully.

The second world war was a very hard trial for our country. All our efforts and energy were directed to the defence of our native country. It is quite natural that ornithological investigation work was reduced to a great extent during the war period, and very few books and articles were published at the time. Luckily those hard times are far behind, and now we have all the possibilities for peaceful work. After the war normal activity of biological institutes was very soon restored, and work at ornithological institutions has been again carried on at a high level. This will be evident if I say that from 1945 till 1954 more than 1000 articles and books on ornithology have been published. These publications deal with different branches of ornithology: faunistics, systematics, ecology, morphology, migration, biogeography, etc.

The analysis of Soviet books and articles on ornithology published at that period shows that *investigations in faunistics* predominate. With very few exceptions they deal with the fauna of the U. S. S. R. This is quite natural, as our country occupies a vast territory, about 22,000,000 m^2; from the west to the east it stretches for 10,000 km, and from the north to the south about 5000 km. The landscapes of our country are very diverse. You can find here the tundra, large forests, steppes, deserts, and high mountains. A great army of ornithologists is necessary for a careful exploration of such an enormous territory, and it is natural that many regions of the U. S. S. R. are still in need of faunistic investigation. This is particulary true with regard to the enormous forest area in the north of the

European part of the U. S. S. R. and in Siberia, and with regard to many mountain regions of Eastern Siberia and Middle Asia. There are also regions in other parts of our country which have been investigated insufficiently.

As a result of all the investigation work which has been performed, we now possess a more or less complete check-list of our birds. It contains 693 species. Lately some interesting forms have been added, for instance *Dicrurus macrocercus*, *Chibia hottentotta*, *Pyrgilauda theresae*, and some others. But I must say that it is not so easy now to enlarge our check-list, as it is almost complete.

At present we possess satisfactory general knowledge of the ornithological fauna of the U. S. S. R. which allows us to summarise them in a special handbook. A group of Moscow ornithologists – GLADKOV, ISAKOV, SPANGENBERG, SUDILOVSKAJA, and some others under the general editorship of professor G. DEMENTIEV – has carried out this difficult task in a short period of time. They have published 5 large volumes entitled *The Birds of the Soviet Union*, the 6th volume is now in print and the last one, i.e. the 7th, is in course of preparation. This voluminous work summarises all our knowledge about the birds of the Soviet country. It includes a great number of data, especially in biology and in the geographical distribution of birds in the U. S. S. R.

At the same time the Zoological Institute in Leningrad is publishing in 4 volumes a complete key to all our birds. It has been prepared by Leningrad ornithologists – IVANOV, KOZLOVA, PORTENKO, and TUGARINOV.

Besides the two volumes of the *Fauna of the U. S. S. R.* which have been published by the Zoological Institute after the war, three volumes next in turn are now in course of preparation. They are devoted to Charadriiformes (in general) and Galliformes. In that work special attention is given to the functional morphology, biogeography and phylogeny of birds. The Zoological Institute of the Academy of Sciences of the Ukraine is now issueing the first volume of the edition entitled *The Birds of the Ukraine*.

After the October Revolution, as it has been said, a great number of scientific institutions and universities were organised far away from large scientific centres, especially in small national republics. All this promoted investigation work in many remote regions of our country which have been almost inaccessible and had been visited before only by few expeditions. It may be of some interest to note that the enormous territory of Kazakhstan has been very well explored in the course of the last 20 years, and now the monograph *The Birds of Kazakhstan* is in course of preparation. The ornithological fauna of the south-eastern part of Kazakhstan and part of Kirghizstan is described in SHNITNIKOV's large book, issued in 1949.

A very interesting book by Professor G. DEMENTIEV deals with the birds of Turkmenistan. The second part of it is now in course of preparation. Recently a new book about the birds of the southern part of the Soviet Far East by VOROBIEV was published. During the war, *Ornis Armeniae* was published. Besides, some other new books about the birds of the Southern Ural, Estonia, Lithuania, Uzbekistan, and some other regions – more than 200 separate items – have been published. Thus, our knowledge of the fauna of birds of the Soviet Union, and especially of Middle Asia, has been noticeably increased during the last 9 years.

I have to mention some faunistic works which deal with the changes of landscapes in

different parts of our country. As a result of the construction of hydro-electric power stations on our largest rivers such as the Volga, the Don, the Kama, and some others, new large lakes have appeard in the U.S S.R. The largest of them "the Rybinsk sea" occupies a vast area, about 4300 m². It is evident that very important changes in the ornithological fauna of these regions are taking place. Careful study of all these changes is of great interest to Soviet ornithologists. Very detailed investigation work connected with these changes of landscapes is being carried on now in the State Darwin Reserve on "the Rybinsk Sea" to the north of Moscow, and on the Volga near Kasan as well.

In the first quarter of this century a very valuable contribution to *zoogeography* was made by well known Russian ornithologists – Menzbier, Sushkin, and some others. I must say that our ornithologists now pay rather little attention to this important branch of biological science. In spite of this I can mention a large article written by E. Kozlova. This interesting work deals with the origin of ornithological fauna of the Tibet plateau, and is based on elaborate morphological and ecological analysis of birds characteristic of the Tibet plateau. Two years ago a large work was written by an Estonian ornithologist, Erik Kumari. Step by step he traced all the changes in the ornithological fauna of Estonia which took place there in the historical period, and which were connected with all the changes in landscapes of the country. Besides new books on zoogeography, Severtzov's classical work, *Vertical and Horizontal Distribution of Turkestan Animals*, was recently republished.

When we speak of the works on zoogeography and the origin of birds it is necessary to say a few words about *fossil birds*. The late Professor Tugarinov had made a good start when he published some articles about fossil and subfossil birds. But now, very few investigators deal with fossil birds in spite of the fact that we have got much material in our museums which has been collected in tertiary as well as in quaternary deposits. Among the recently published books we have a monograph by Burchak-Abramovich about fossil Ostriches of the Caucasus and the southern Ukraine. This author summarises all our knowledge about these birds, numerous remains of which were discovered in several places. The fossil birds from the rich deposits in bitumen near Baku have been described by the late Serebrovsky in a special article. During the last few years a great number of archaeological expeditions have done exploration work in the territory of the U.S.S.R. These expeditions have gathered from excavations a great number of bird remains. This rich material is also awaiting investigation.

To the *systematics of birds* sufficient attention has not of late been paid. The time when a great number of new subspecies of birds in our country were being described passed long ago, and after the war only a few new forms have been described from the territory of the U.S.S.R. A few modern Soviet works deal with the systematics and phylogeny of higher systematic categories of birds, which is quite natural. In our museums we have rich collections of birds chiefly from the Palaearctic region and rather small collections from other parts of the world. For that reason our possibilites in systematic investigations are sometimes limited. In spite of that, some interesting work has been done. I can mention Dementiev's book on Gerfalcons and Kozlov's article on the phylogeny of Finches belonging to the genus *Montifringilla*. Of a great interest is Iudin's work entitled *Morphological Adaptations in Falconidae and General Questions of the Systematics of this Group*.

In this work the author has analysed the ecological as well as morphological peculiarities of several groups of Falcons and has drawn a number of interesting conclusions on general questions of systematics.

Along with the faunistic works which deal with the fauna of different parts of our country, about 150 articles on *ecology* of various species of birds have been published. Among the most valuable ecological monographs it is necessary to mention works on the ecology of Pheasants, Capercaillie, Hazel-Grouse, Willow-Ptarmigan, Eagle-Owl, Falcons and Sea-shore birds. I must say that in many cases, in the course of ecological investigation, a great deal of attention is now being paid to the functional-morphological analysis of birds. It helps very much towards understanding some peculiarities of bird ecology.

Poznanin's works on Woodpeckers, Kaftanovsky's book on sea-shore birds, some articles by Gladkov, Stegmann, and Shestakova dealing with birds' flight and the previously mentioned work of Iudin can be offered for consideration as examples of works on ecology based on functional-morphological analysis.

Nowadays great importance is attached to studying the *economic significance of birds*, especially for agriculture and forestry. Numerous investigations are being conducted in order to find out the best methods of attracting and protecting birds. To this branch of ornithology more than 150 books and articles have been devoted of late. First of all I should like to mention the works which deal with the study of bird diet and especially that of nestlings.

A very useful method has been adopted by some Leningrad ornithologists – Malchevsky, Kadochnikov, and some others. They used to fix temporary bandage round the nestling's neck as the Chinese practise do with Cormorants that they use for fishing. The bandage does not allow the nestling to swallow his food, and food can be very easily removed from the nestling's throat without any harm to the bird's life and health. Some modification of this method was applied in the study of the diet of birds of prey and good results were also obtained.

Some years ago in the southern parts of the U. S. S. R. a great number of forest belts for field protection were planted. It was necessary to colonize these forests with birds as soon as possible. As the natural process of colonization in the steppe regions goes on very slowly, special experiments were performed in order to hasten this process, and to overcome birds' nest-conservatism. For that reason a great number of different *experiments on the introduction of small birds* were performed under the guidance of Isakov. First of all, after the solution of some theoretical problems, some preliminary experiments were performed. The experiment on the acclimatization of Gray Lag Geese on the Rybinsk sea proved to be particulary successful. The Goose eggs were brought from the Volga delta to Moscow, and incubated there. The goslings were taken to the Darwin State Reserve on the Rybinsk sea and reared there. The full grown Geese were set free only after a year. Some of them staged there, but the others migrated to the south. In the next two years some of them twice returned to the Darwin Reserve, and three pair of Geese made their nests there last summer.

When all preliminary experiments had been finished it became evident that it was possible to transport the eggs and nestlings of song-birds without doing any harm to

them, and in some experiments they indured successful transportation for rather long distances. The methods of work having been carefully worked out, experiments on a large scale were performed. They were performed in 1953 in some state reserves of Central Russia.

About 1000 nestlings of the Pied Flycatcher, with their parents, were gathered in the State Reserve "Tulskie zaseki". The birds were transported to the steppe Reserves – the "Kazatskaia steppe" and the "Streletskaia steppe" by a lorry in special cages. The journey of the young birds and their parents lasted two days and a half. On the first day of their journey some adult birds were accidentally set free and they flew back to their home. On the next day, when the birds were still on their way to the new place, some further accidentally released birds did not try to fly back. They fed their nestlings with the insects which they caught near the lorry. At the end of the second day the birds reached their destination and all of them were released. Now the adult birds did not make any attempt to desert their nestlings and all of the latter were successfully reared by their parents. The observations which will be made this summer will show if the experiment of last year was really successful.

I am not going to speak here about the work done in other fields of ornithology, such as the anatomy and physiology of birds, because rather few interesting works have appeared.

In addition to the above I will now venture to say a few words about the *investigations on bird migration.* The Central Bureau of Bird-ringing in Moscow has published a number of articles on this subject; some of them include summaries of the results of the ringing of a number of species (Gulls, Ducks, and some others). Reports of bird-ringing in Latvia and Lithuania containing many interesting data were published some years ago. Some special conferences discussing the problems of bird-migration have been held in Leningrad, Riga, and Tallin. The last conference, attended by many ornithologists from different parts of the U. S. S. R., finished its work only some days ago. About 40 reports were made there. The results of the Leningrad and Riga conferences have been published in special editions.

In conclusion, let me express the hope of the Soviet delegation that this short survey may prove to be of some use to our collegues and that it will help us to establish friendly relations with the ornithologists of foreign countries.

Le rôle des hormones embryonnaires dans la différenciation sexuelle primaire des Oiseaux

Etienne Wolff

Strasbourg

Les recherches de Pézard, Benoit, Caridroit, Zawadowski et d'autres auteurs ont démontré définitivement que les caractères sexuels secondaires des Oiseaux sont sous la dépendance des hormones sexuelles. Ces caractères, qui permettent de distinguer extérieurement les mâles des femelles, apparaissent peu de temps avant la puberté. Ils concernent le plumage, les ornements cutanés de la tête et du cou, la pigmentation du bec, les ergots, le développement du cloaque, le chant, l'attitude et le comportement sexuel. Dans le langage elliptique des hormonologistes, on dit que ces caractères sont «conditionnés».

En est-il de même des caractères sexuels précoces, qui apparaissent au cours de la vie embryonnaire? Les premières différences sexuelles portent sur les gonades et les conduits génitaux chez tous les Oiseaux, elles affectent en outre la syrinx et le tubercule génital, qui présentent un dimorphisme sexuel très marqué, dans certains groupes comme les Ansériformes, chez le Canard en particulier.

Ces caractèrès sont-ils «autosexuels», au sens de Zawadowski (1928), en d'autres termes, dépendent-ils *directement* des gènes sexuels, qui exerceraient leur action à l'intérieur même des cellules de l'organe sexuellement différencié? Sont-ils au contraire «conditionnés» par les hormones, comme les caractères sexuels secondaires[1]?

Nous n'envisagerons pas ici la question des gonades, que j'ai étudiée dans de nombreux travaux (1935-1947) et qui peut être considérée comme actuellement élucidée. Les gonades sont elles-mêmes «conditionnées». Elles se différencient dans le sens mâle ou femelle, suivant la nature de la sécrétion qu'élabore le tissu endocrine de leur ébauche indifférenciée.

En ce qui concerne la syrinx, le tubercule génital, les conduits génitaux, le problème a été abordé et résolu dans mon laboratoire, au cours de ces dernières années, par les méthodes conjuguées des injections d'hormones aux embryons, des greffes cœlomiques, des castrations embryonnaires, enfin des explantations d'organes in vitro.

Les injections permettent de voir si un organe embryonnaire réagit aux hormones sexuelles de l'adulte. Les greffes cœlomiques de gonades embryonnaires montrent si cet organe est sensible aux hormones embryonnaires comme il l'est aux hormones de l'adulte. La castration précoce révèle ce qu'il advient de lui en l'absence des hormones sécrétées par les gonades. L'explantation in vitro permet de savoir comment il évolue, en l'absence de toute autre influence de l'organisme.

---

[1] Remarquons que, dans cette hypothèse, les différences sexuelles dépendent aussi de la constitution génétique de l'individu, mais indirectement, par l'intermédiaire d'une glande endocrine qui répond directement, par sa sécrétion, à l'action des gènes sexuels.

I. – La différenciation sexuelle de la syrinx

La syrinx – organe du chant ou larynx inférieur des Oiseaux – est située au carrefour de la trachée et des bronches. Elle peut être de type trachéen, si elle est constituée exclusivement de cartilages de la trachée; de type bronchial, si elle comprend uniquement les anneaux cartilagineux des bronches; de type trachéo-bronchial, si elle est à cheval sur la trachée et les bronches. La syrinx du canard appartient à ce dernier type.

Dans certains groupes, la syrinx ne présente aucun dimorphisme sexuel; l'armature cartilagineuse de cet organe est la même chez les mâles et les femelles des Gallinacés. Il existe au contraire des différences considérables entre la syrinx mâle et la syrinx femelle des Ansériformes.

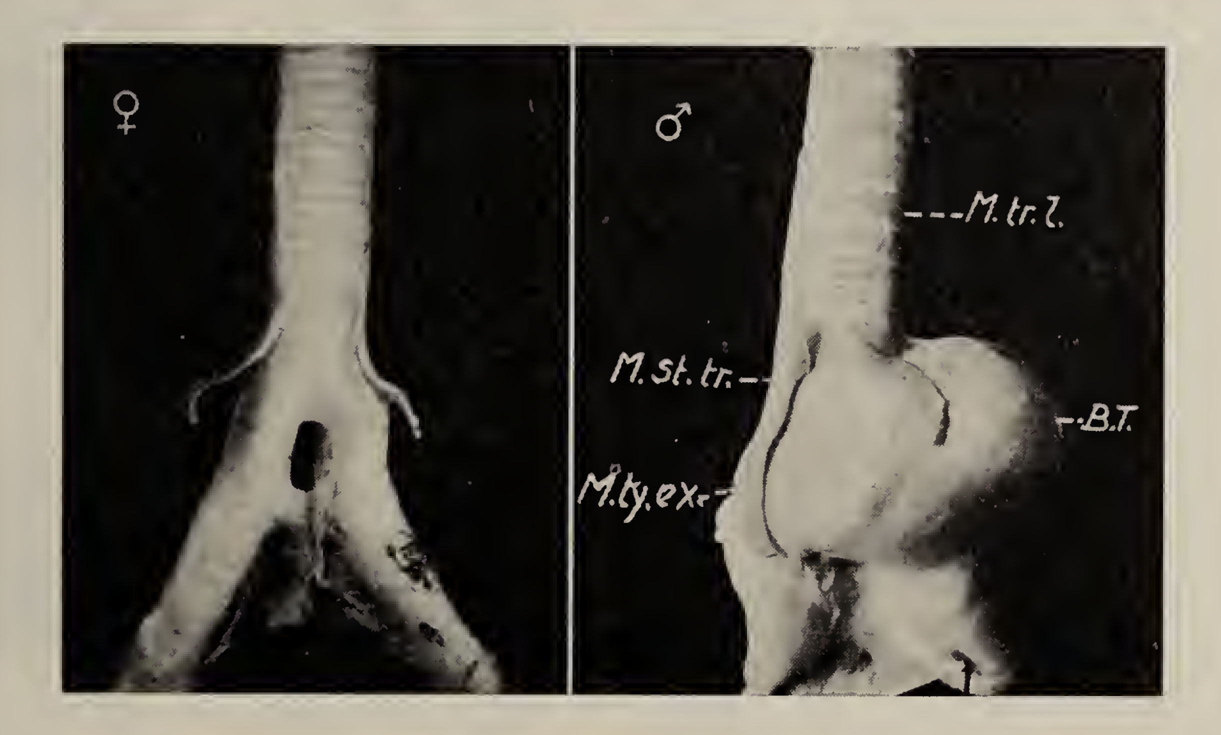


Figure 1. Syrinx de cane et de canard adulte (race *Khaki-Campbell*).
B. T. bulle tympaniforme; *M. tr. l.* muscles trachéo-latéraux; *M. st. tr.* muscles sterno-trachéaux; *M. ty. ex.* membrane tympaniforme externe (d'après Em. Wolff). G. = 1,1 (♀), 0,9 (♂).

La syrinx de la cane adulte est parfaitement symétrique et relativement peu développée (Figure 1). Les arceaux trachéens qui la soutiennent sont soudés en une armature délimitant deux cavités symétriques. Chez le canard, ils se soudent au contraire en une énorme poche asymétrique, particulièrement développée du côté gauche et renflée ventralement (Figure 1). Ce dimorphisme d'un organe, dont le rôle est tout à fait secondaire dans la reproduction – caractère de luxe entre tous – apparaît cependant à un stade très précoce, immédiatement après la différenciation sexuelle des gonades. Le développement embryonnaire de la syrinx a été étudié en détail par Em. Wolff (1950). Nous n'en retiendrons que quelques étapes. C'est au 10e jour de l'incubation qu'apparaît la première différence entre les syrinx mâle et femelle, sous l'apparence d'une légère asymétrie chez le mâle (Figure 2 *B*-*E*). En même temps se forme une volumineuse protubérance ventrale, «la protubérance mamillaire». Il est remarquable de constater que, dès ce stade, l'asymétrie, mesurée par le rapport entre les longueurs des parties droite et gauche de la syrinx, atteint sa valeur définitive 1,5 chez le mâle. Les anneaux cartilagineux bronchiaux et trachéens se ren-

forcent et confluent beaucoup plus rapidement chez le mâle que chez la femelle: les trois derniers arcs trachéens (t 1 à t 3) deviennent énormes vers le 15e jour et constituent l'essentiel de l'armature cartilagineuse de la «bulle tympaniforme» (Figure 2 *F–I*).

Cette différence si précoce et si accusée est-elle indépendante des hormones sexuelles ou est-elle «conditionnée»? A cette question répondent les résultats expérimentaux suivants, obtenus par Em. Wolff (1950).

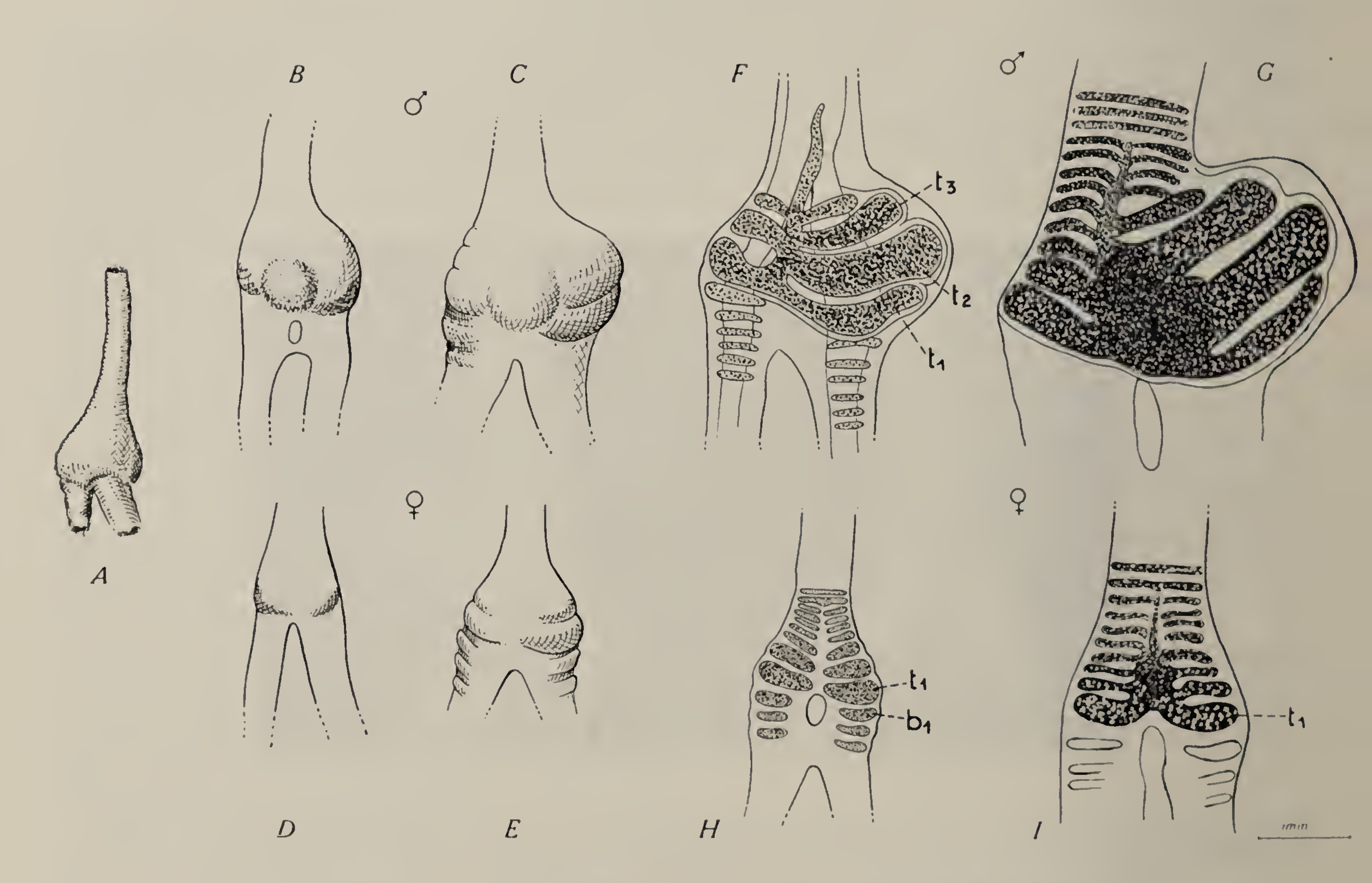


Figure 2. Développement embryonnaire de la syrinx du canard.
A stade indifférent, 8 jours; *B* syrinx mâle de 10 jours; *C* syrinx mâle de 12 jours; *D* syrinx femelle de 10 jours; *E* syrinx femelle de 12 jours; *F* stade 14 jours, mâle; *G* stade 16 jours, mâle; *H* stade 14 jours, femelle; *I* stade 16 jours, femelle. *F–I* mise en évidence des arcs cartilagineux par la méthode de Lundvall. b_1 premier cartilage bronchial; t_1, t_2, t_3 1°, 2° et 3° cartilages trachéens (d'après Em. Wolff). G. = 9.

A. – *Injections d'hormones sexuelles*

Injectons à des embryons de 5 à 9 jours une dose de 150 à 250 γ d'une hormone œstrogène cristallisée, le benzoate d'œstradiol. Autopsiés après le 18e jour, tous les embryons (182), sans exception, ont une syrinx de type femelle pur (Figure 3 *C*). Dans ce nombre sont compris des mâles aussi bien que des femelles. Il est incontestable que la syrinx des embryons mâles est complètement féminisée sous l'action – directe ou indirecte – d'une hormone œstrogène.

Les hormones androgènes ont-elles une action inverse? Des doses considérables de propionate de testostérone – 1 à 4 mg par embryon – injectées entre le 6e et le 10e jour de l'incubation, n'ont qu'une action relativement faible sur les syrinx femelles, qui gardent leur symétrie, mais se renflent et acquièrent une notable protubérance mamillaire (Figure 3 *D*). On voit donc une légère tendance à la masculinisation des syrinx femelles.

Le fait que les syrinx des deux sexes réagissent aux hormones sexuelles ne prouve pas

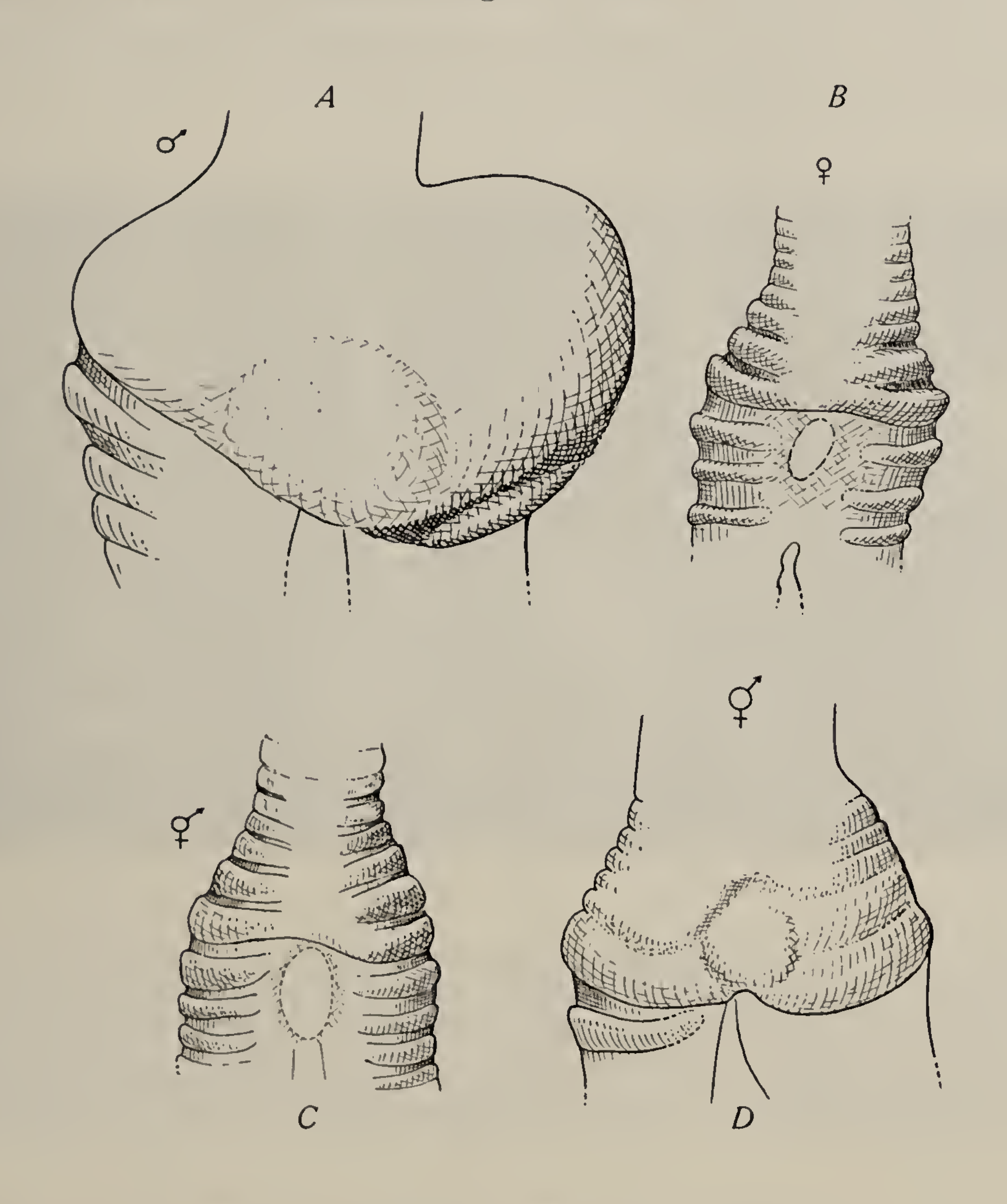


Figure 3. Action des hormones cristallisées sur la différenciation de la syrinx. *A* syrinx mâle normale de 20 jours; *B* syrinx femelle normale de 20 jours; *C* syrinx d'un embryon génétiquement mâle, féminisée par une hormone femelle; *D* syrinx d'un embryon génétiquement femelle, masculinisé par une hormone mâle (d'après Em. Wolff). G. = 9.

que, dans le développement normal, elles se différencient sous l'influence des hormones. Elles pourraient se différencier sous l'influence directe des gènes sexuels, et être sensibles secondairement aux hormones. D'autre part, à supposer que ces caractères soient dépendants des gonades, de telles expériences ne trancheraient pas laquelle des deux hormones joue le rôle le plus important dans la différenciation. L'hormone femelle parait bien avoir une action prépondérante, mais peut-être l'une et l'autre ont-elles à jouer leur rôle. Seules, des expériences de castration peuvent nous renseigner sur le rôle réel des hormones dans la différenciation normale de la syrinx.

B. – *Castrations embryonnaires*

La technique de la castration chez l'embryon d'Oiseau, mise au point par ET. WOLFF (1949), permet de détruire les gonades dès le 3ᵉ ou le 4ᵉ jour de l'incubation, bien avant le début de leur différenciation. C'est dire qu'aucune sécrétion hormonale des gonades n'a encore imprégné l'embryon, lorsque les autres caractères sexuels effectueront, quelques jours plus tard, leur différenciation. Les résultats suivants ont été obtenus par EM. WOLFF et ET. WOLFF (1951).



Figure 4. Syrinx d'un embryon castré: aspect mâle typique (d'après EM. WOLFF). G. = 7,5.

Figure 5. Syrinx d'embryons ayant subi différents degrés de castration.
A embryon totalement castré; *B*, *C*, *D* embryons femelles partiellement castrés, ayant conservé des vestiges de plus en plus importants de l'ovaire et de la gonade droite (d'après ET. WOLFF et EM. WOLFF). G. = 8.

En cas de castration totale, la syrinx se différencie toujours suivant le type mâle (Figure 4). Des expériences où un rudiment infime de gonade permettait de reconnaître le sexe de la gonade (castrations subtotales) ont montré que ce résultat vaut aussi bien pour les embryons femelles que pour les mâles. Il apparaît donc que c'est la sécrétion des gonades femelles qui joue le rôle essentiel dans la différenciation de la syrinx. C'est ce que confirment les résultats des castrations partielles. La présence de vestiges de plus en plus importants des gonades femelles entraîne la formation de syrinx de type intermédiaire, se rapprochant de plus en plus de la morphologie femelle (Figure 5). Les gonades femelles (l'ovaire gauche aussi bien que le rudiment droit) sécrètent une hormone qui inhibe la différenciation mâle. Les gonades mâles ne jouent aucun rôle dans cette différenciation. On peut déduire de ces résultats que le dimorphisme de la syrinx est sous la dépendance des hormones embryonnaires femelles, et que le type mâle correspond au type neutre ou anhormonal.

C. – *La culture in vitro*

On peut objecter aux résultats précédents que, s'ils éliminent l'action des gonades, ils n'excluent pas l'influence possible d'autres organes. La méthode des cultures organotypiques répond définitivement à cette objection. La technique qui a été mise au point par Et. Wolff et K. Haffen (1950) permet aux organes de continuer leur développement in vitro pendant plusieurs jours.

Les syrinx, prélevées avant le stade de leur différenciation et cultivées sur un milieu anhormonal, suivent *toujours* le développement mâle (Figure 6). Cultivées en présence d'une hormone femelle, elles acquièrent *toujours* le type femelle (Et. Wolff et Em. Wolff, 1952).

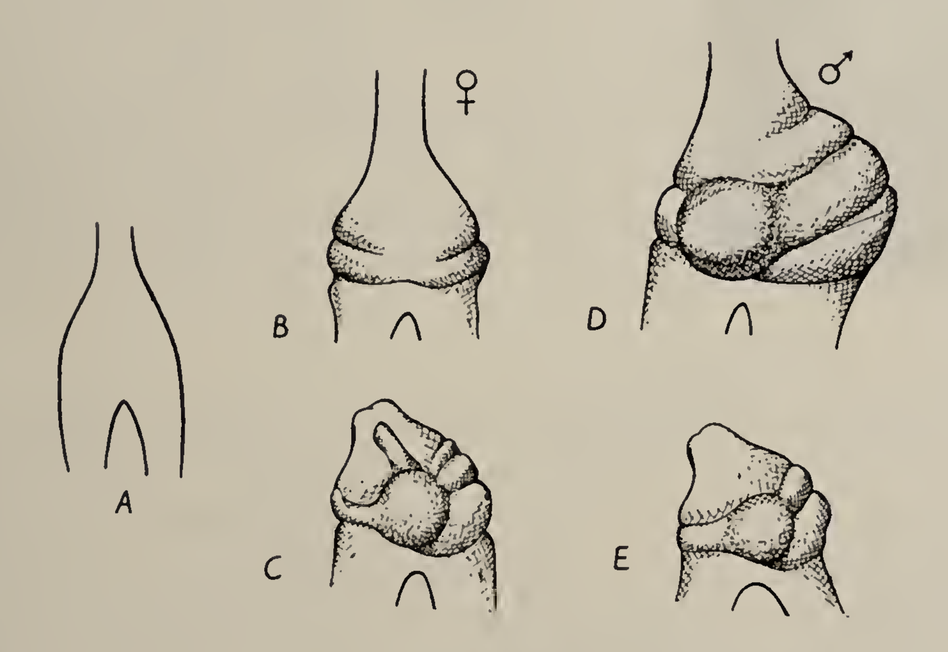


Figure 6. Schéma de la différenciation *in vitro* des syrinx explantées au stade sexuellement indifférencié. *A* syrinx au moment de l'explantation (7 jours); *B* syrinx d'un embryon femelle normal au 13ᵉ jour; *D* syrinx d'un embryon ♂ normal au 13ᵉ jour; *C* syrinx provenant d'un embryon génétiquement femelle, après 6 jours d'explantation (type mâle = neutre); *E* syrinx provenant d'un embryon mâle après 6 jours d'explantation (type mâle = neutre) (d'après Et. Wolff, K. Haffen et Em. Wolff).

Les résultats des castrations sont donc confirmés. On voit en outre que l'hormone femelle agit directement sur la syrinx, et qu'elle est seule responsable de l'inhibition de la forme mâle. Il ne peut donc être question d'aucune autre influence médiate ou immédiate de glandes telles que la surrénale ou l'hypophyse.

II. – La différenciation sexuelle du tubercule génital

Tout embryon de canard présente, vers le 9ᵉ jour de l'incubation, une petite éminence arrondie, à la marge orale de l'anus; nous l'avons appelée tubercule génital, par homologie avec les Mammifères. C'est l'ébauche de ce qui, chez le mâle, deviendra le pénis (Figure 7 *A*). Chez la femelle adulte, il ne reste de cette formation qu'un insignifiant rudiment clitoridien (Figure 7 *B*). L'évolution de cette ébauche chez le mâle et la femelle a été décrite par Em. Wolff (1950). Le tubercule s'allonge d'abord dans les deux sexes



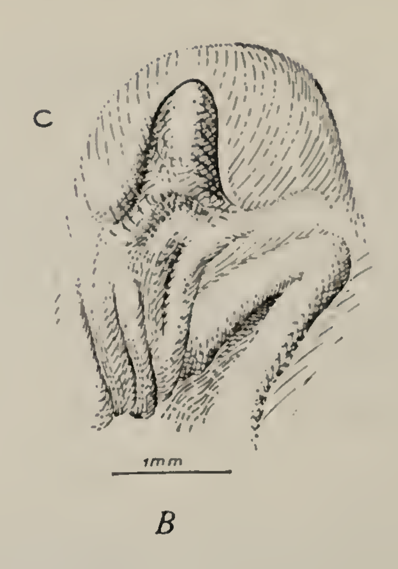


Figure 7. Organe copulateur et rudiment clitoridien chez le canard et la cane adultes.

A pénis du mâle adulte; *b* bourrelets bordant la gouttière séminale *g*; *o* entrée du cul de sac terminal. G. = 1,2. – *B* tubercule génital de femelle adulte ayant donné un rudiment clitoridien *c*; (d'après Em. Wolff). G. = 9.

pour former une colonnette terminée par une sorte de gland (Figure 8 *B* et *E*). La première différence sexuelle apparaît entre le 11ᵉ et le 12ᵉ jour d'incubation. La colonne et la gouttière ventrale qui la parcourt commencent à s'enrouler en spirale chez le mâle. La croissance et la torsion sont les caractéristiques du développement mâle (Figure 8 *C* et *D*). Chez la femelle, le tubercule génital, après une période de stagnation, régresse rapidement entre le 14ᵉ jour et la fin de l'incubation (Figure 8 *F* et *G*). Les causes de ce dimorphisme ont été élucidées par les mêmes méthodes que celles que nous avons employées pour la syrinx.

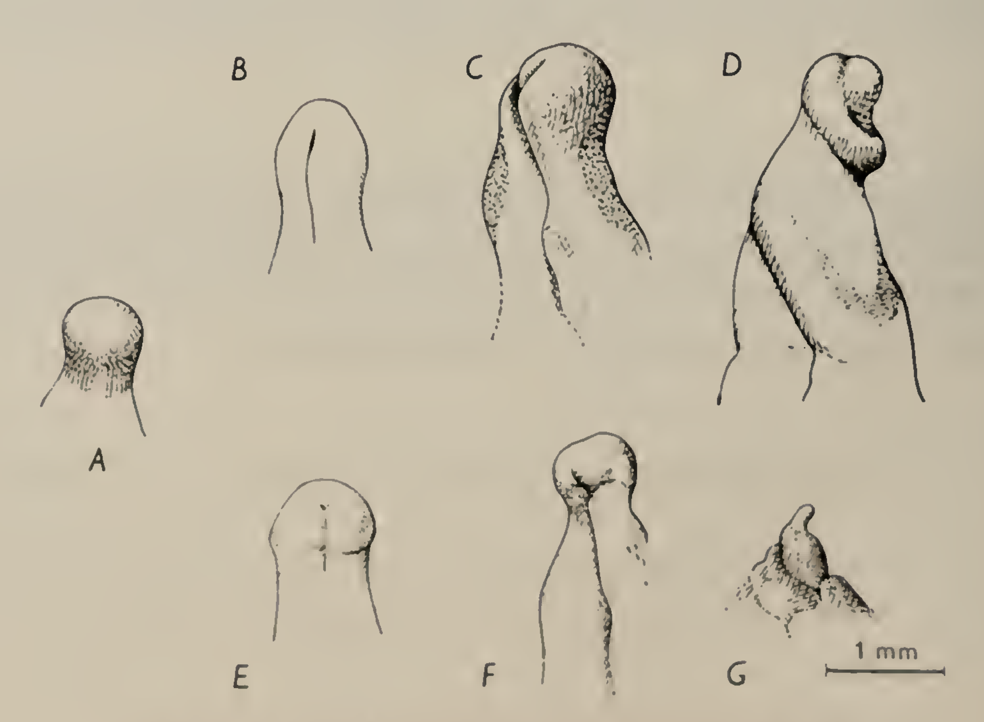


Figure 8. Développement du tubercule génital.
A stade indifférent (9 jours); *B*, *C*, *D* développement mâle aux 11ᵉ, 14ᵉ et 21ᵉ jours d'incubation; *E*, *F*, *G* développement femelle aux mêmes stades (d'après Em. Wolff). G. = 9.

A. – *Injections d'hormones sexuelles*

Une hormone femelle, le benzoate d'œstradiol, injectée entre le 5e et le 12e jour de l'incubation, provoque la régression du tubercule génital chez tous les embryons (Figure 9). Mâles et femelles ont le même aspect, le rudiment que l'on observe à l'éclosion est encore plus réduit que chez une femelle normale.

Une hormone mâle, le propionate d'œstradiol, injectée entre le 4e et le 8e jour de l'incubation, a un effet important sur les tubercules des deux sexes. Chez la femelle, elle empêche la régression et stimule la croissance de cet organe, mais elle ne provoque pas son enroulement en spirale (Figure 10). Chez le mâle, la croissance est exaltée au-delà de sa valeur normale, l'organe est parfois détordu (Em. Wolff, 1950). On voit que les hormones des deux sexes ont une action importante sur le tubercule génital. L'hormone femelle en provoque l'atrophie, l'hormone mâle en stimule la croissance. Sans qu'on puisse tirer de ces expériences des conclusions relatives aux phénomènes normaux, plusieurs arguments, tels que l'allure des courbes de croissance, les délais dans lesquels s'exerce l'activité de l'une et l'autre hormone, permettent de penser que l'hormone femelle agit à un stade beaucoup plus précoce que l'hormone mâle.

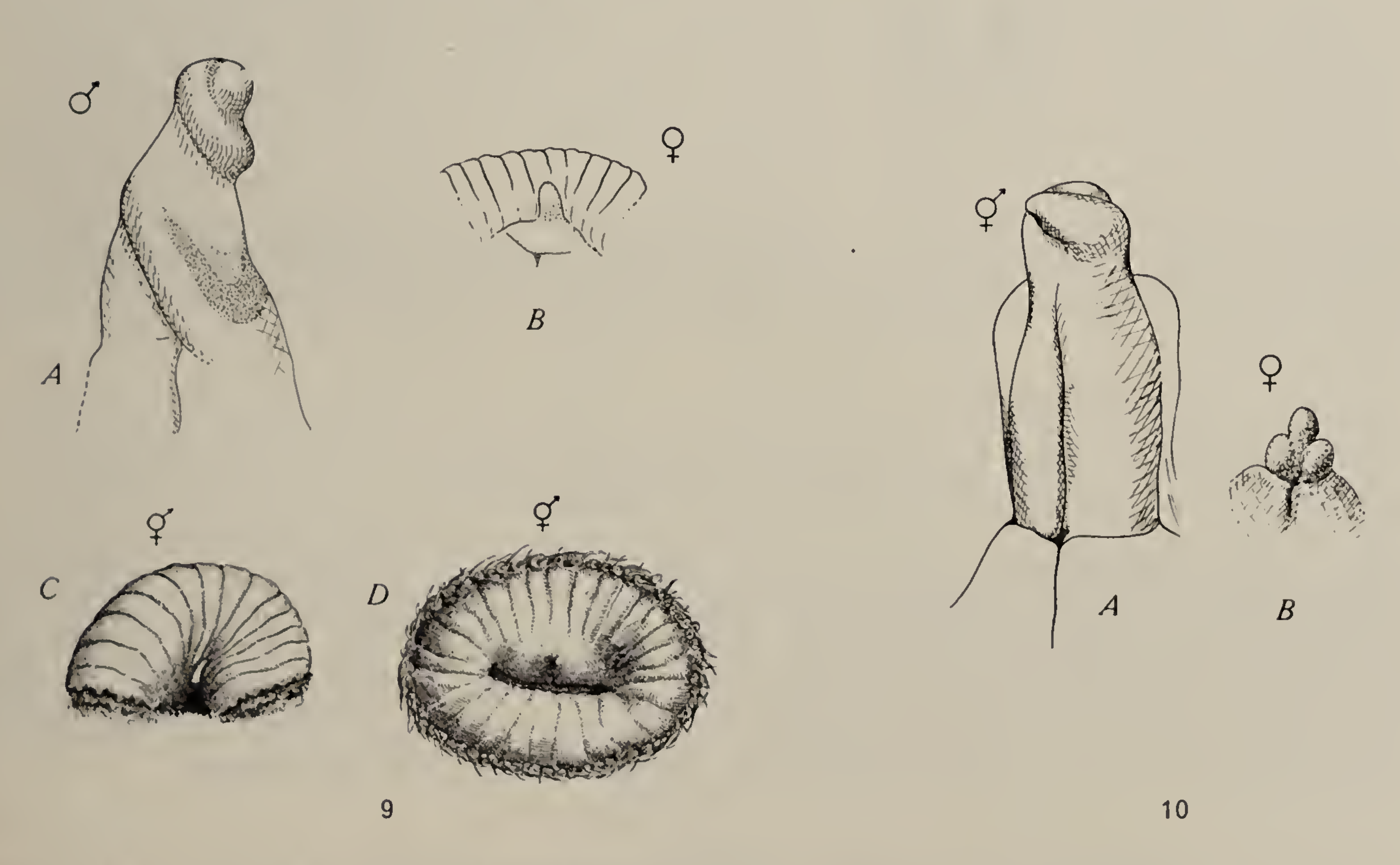


Figure 9. Action d'une hormone œstrogène (benzoate d'œstradiol) sur le tubercule génital mâle et femelle de l'embryon de canard. *A* tubercule mâle normal à l'éclosion; *B* rudiment femelle au même stade; *C* atrophie du tubercule génital mâle sous l'action de l'hormone femelle injectée au 5e jour de l'incubation; *D* disparition presque totale du rudiment femelle sous l'action de la même hormone (d'après Em. Wolff). G. = 9 (pour la rangée du haut), 6 (pour la rangée du bas).

Figure 10. Action d'une hormone mâle (propionate de testostérone) sur le tubercule génital de l'embryon femelle. *A* tubercule d'embryon femelle traité par l'hormone mâle (âge 21 jours). Noter la croissance considérable, non accompagnée de torsion, de la gouttière séminale; *B* tubercule génital témoin d'un embryon femelle de 21 jours (d'après Em. Wolff). G. = 9.

B. – *Expériences de castration*

La castration, pratiquée entre le 3ᵉ et le 4ᵉ jour de l'incubation, n'a pas d'effet sur le tubercule génital mâle, au moins jusqu'au 16ᵉ jour de l'incubation. Chez les femelles, le tubercule génital évolue comme chez les mâles (Figure 11 *A*). On ne constate aucune régression. Lorsque la castration est incomplète chez les femelles, le tubercule génital prend un aspect intermédiaire entre le type mâle et le type femelle. Plus ou moins tordu, il subit une régression partielle, d'autant plus prononcée que les vestiges des gonades sont plus importants (Figure 11 *B–E*). Ceci est la preuve que l'hormone femelle est la cause déterminante de l'atrophie de cet organe.

Dans ce cas encore, la forme neutre, anhormonale, est représentée par le type mâle.

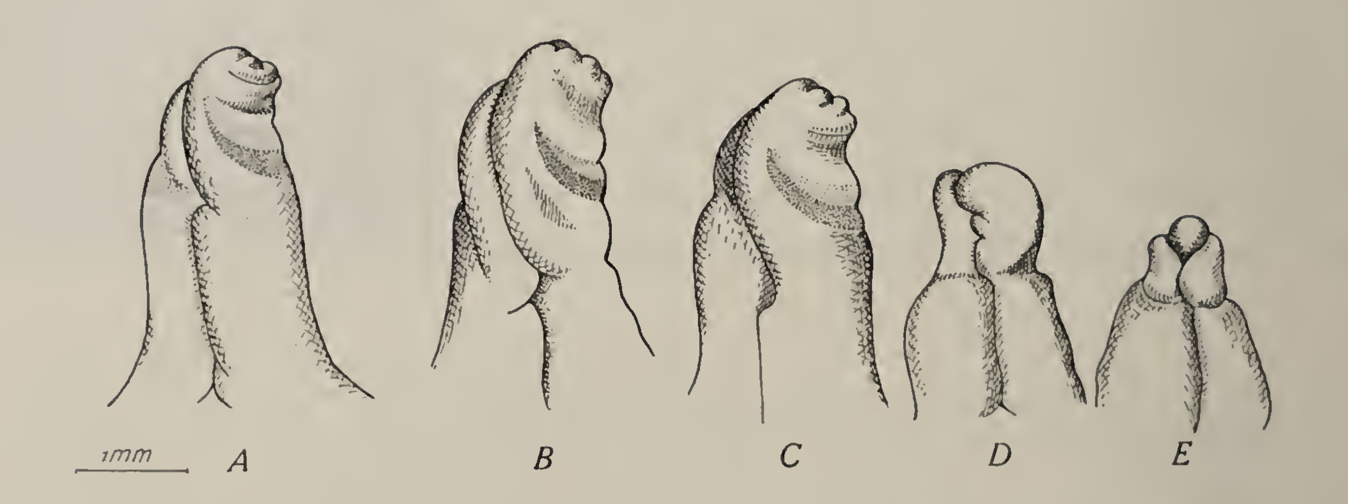


Figure 11. Tubercule génital d'embryon castré, âgé de 16 jours; aspect typiquement mâle (*A*). Développement du tubercule génital chez un mâle normal (*B*) et chez des femelles totalement (*C*) ou partiellement castrées (*D* et *E*). La présence de vestiges des gonades femelles fait régresser le tubercule génital (d'après Em. Wolff). G. = 9.

C. – *Expériences de culture in vitro*

C'est ce que confirme la culture in vitro. Si l'on prélève le tubercule avant le début de la différenciation sexuelle normale, celui-ci acquiert le type mâle, quel que soit le sexe génétique de l'embryon dont il provient. Ce résultat démontre qu'aucune hormone autre que l'hormone femelle n'intervient dans la différenciation du tubercule génital, que la morphologie mâle est le type spontané d'autodifférenciation de cet organe.

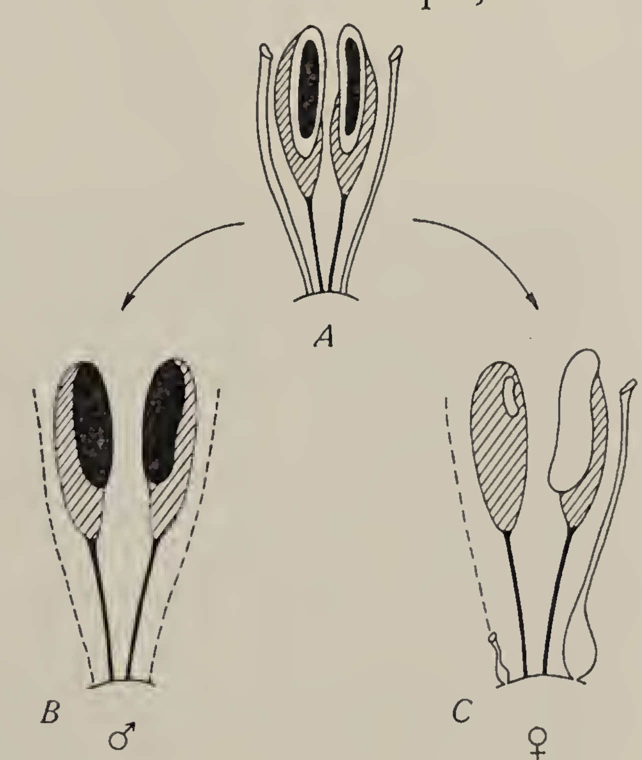
*

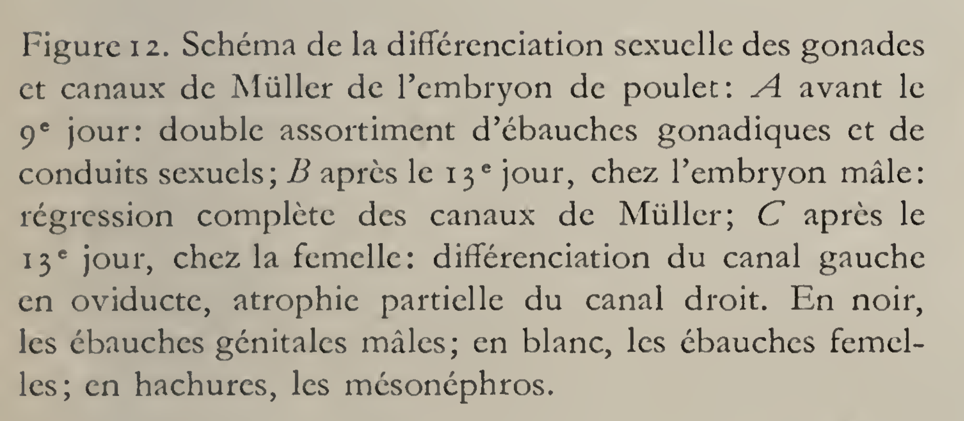
Il est très remarquable de constater que la forme en apparence la plus évoluée sexuellement correspond en réalité au développement neutre, alors que l'absence de ce caractère est sous la dépendance des hormones. Cela revient à dire que la différenciation mâle est de type asexué. Il convient d'ajouter que, seuls, la première différenciation et le début de la croissance du tubercule génital mâle s'effectuent indépendamment des hormones sexuelles. La croissance de cet organe se poursuit sous l'influence de l'hormone mâle après la naissance, et probablement déjà vers la fin de l'incubation.

Cas de l'embryon de poulet

Les races de poules ne montrent généralement pas de différences caractéristiques entre le tubercule mâle et le tubercule femelle. L'un et l'autre sont également régressés chez l'adulte. Toutefois, chez certaines races, de légères différences de forme, de consistance, de dimensions permettent à certains éleveurs exercés de distinguer les poussins mâles des poussins femelles, au moment de l'éclosion: c'est le procédé que les aviculteurs appellent «sexage». Ajoutons qu'un tel diagnostic n'a qu'une valeur statistique et ne peut renseigner avec certitude sur le sexe d'un individu.

Mon collaborateur Reinbold (1951) a étudié le développement normal du tubercule de l'embryon de poulet et sa réaction aux hormones sexuelles. Il a montré que, dans les




Figure 12. Schéma de la différenciation sexuelle des gonades et canaux de Müller de l'embryon de poulet: *A* avant le 9ᵉ jour: double assortiment d'ébauches gonadiques et de conduits sexuels; *B* après le 13ᵉ jour, chez l'embryon mâle: régression complète des canaux de Müller; *C* après le 13ᵉ jour, chez la femelle: différenciation du canal gauche en oviducte, atrophie partielle du canal droit. En noir, les ébauches génitales mâles; en blanc, les ébauches femelles; en hachures, les mésonéphros.

conditions normales, une légère différence apparaît entre les deux sexes vers le 12ᵉ jour de l'incubation. Elle se maintient et s'accuse un peu jusqu'à l'éclosion. Mais cet organe est très sensible aux hormones. Il disparaît à peu près complètement chez les embryons des deux sexes, auxquels a été injectée une hormone femelle. Au contraire, une injection d'hormone mâle aux embryons des deux sexes exalte le développement du tubercule génital, qui acquiert des dimensions inusitées. Le bourgeon génital de l'embryon de poulet suit, aux dimensions près, la même évolution et il est soumis aux mêmes lois que le tubercule génital de l'embryon de canard.

III. – La différenciation sexuelle des canaux de Müller

Tout embryon possède, au début de son développement, un double assortiment de conduits sexuels: les canaux de Wolff, futurs canaux déférents des individus mâles, les canaux de Müller, ébauches du tractus génital femelle. Avant le 9ᵉ jour de l'incubation du poulet, les mâles ne se distinguent pas des femelles à cet égard. C'est après le début de la différenciation sexuelle des gonades que les canaux de Müller commencent à régresser chez le mâle. L'évolution sexuelle des canaux de Wolff ne commence que beaucoup

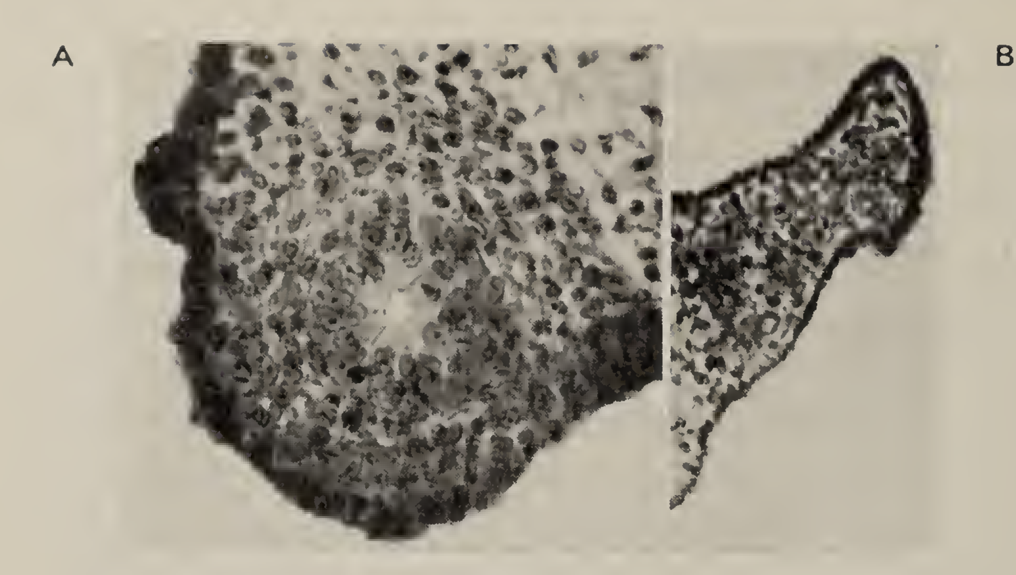


Figure 13. Nécrose de l'épithélium au cours de la régression du canal de Müller chez l'embryon mâle normal de 9 jours (*A*). On voit la lumière du canal se rétrécir, et plusieurs cellules de l'épithélium tomber en pycnose. Ultérieurement, il ne subsiste que la tunique conjonctive (*B*) (d'après ET. WOLFF et Y. LUTZ-OSTERTAG). G. = 270 (*A*), 170 (*B*).

plus tard, et seulement après l'éclosion. Elle est beaucoup moins caractéristique que celle des canaux de Müller, que nous évoquerons seule dans cet article (Figure 12).

La régression des canaux de Müller mâles se déroule entre le 9e et le 13e jour de l'incubation. Elle se déroule en deux temps (ET. WOLFF et Y. LUTZ-OSTERTAG, 1951): au 9e jour on assiste à la nécrose subite du canal épithélial, qui disparaît presque complètement en 24 heures. Au cours des jours suivants, le cordon conjonctif plein, vestige des tuniques du canal, s'atrophie progressivement pour se perdre dans l'enveloppe conjonctive du canal de Wolff contigu (Figure 13). La régression des deux constituants se fait toujours en direction caudo-céphalique.

Chez la femelle, le canal de Müller gauche s'accroît et se différencie en un oviducte, présentant dans sa région cloacale le renflement de l'utérus (glande coquillière). Le canal de Müller droit subit une régression contemporaine, mais différente de l'atrophie des canaux mâles. Elle débute à la partie céphalique du canal, et s'étend progressivement en direction caudale. Il en subsiste toujours un petit rudiment attenant au cloaque. On



Figure 14. Le tractus génital mâle (*A*) et femelle (*B*) chez un embryon de 17 jours. *c. M.* canaux de Müller; *c. W.* canaux de Wolff; *Ov.* ovaire; *ov.* oviducte; *r. Müll.* rudiment müllérien droit; *T.* testicules. G. = 3,8.

aboutit ainsi à une disposition asymétrique du tractus génital femelle, parallèle à l'asymétrie des gonades (Figures 12 et 14).

Deux phénomènes essentiels doivent donc être expliqués dans cette différenciation: la régression des deux canaux de Müller chez le mâle, l'atrophie du canal droit chez la femelle. Le déterminisme de ces phénomènes a pu être élucidé, au moins en grande partie, par les méthodes employées précédemment, auxquelles nous avons adjoint la technique des greffes cœlomiques.

A. –*Injections d'hormones*

Si l'on injecte une hormone œstrogène, telle que le benzoate d'œstradiol dans les annexes d'un embryon de 6 jours, tous les embryons mâles sont transformés en intersexués, plus ou moins féminisés, suivant la dose d'hormone reçue (Et. Wolff et A. Ginglinger, 1935). Suivant le degré d'intersexualité, des tronçons de canaux de Müller, plus ou moins

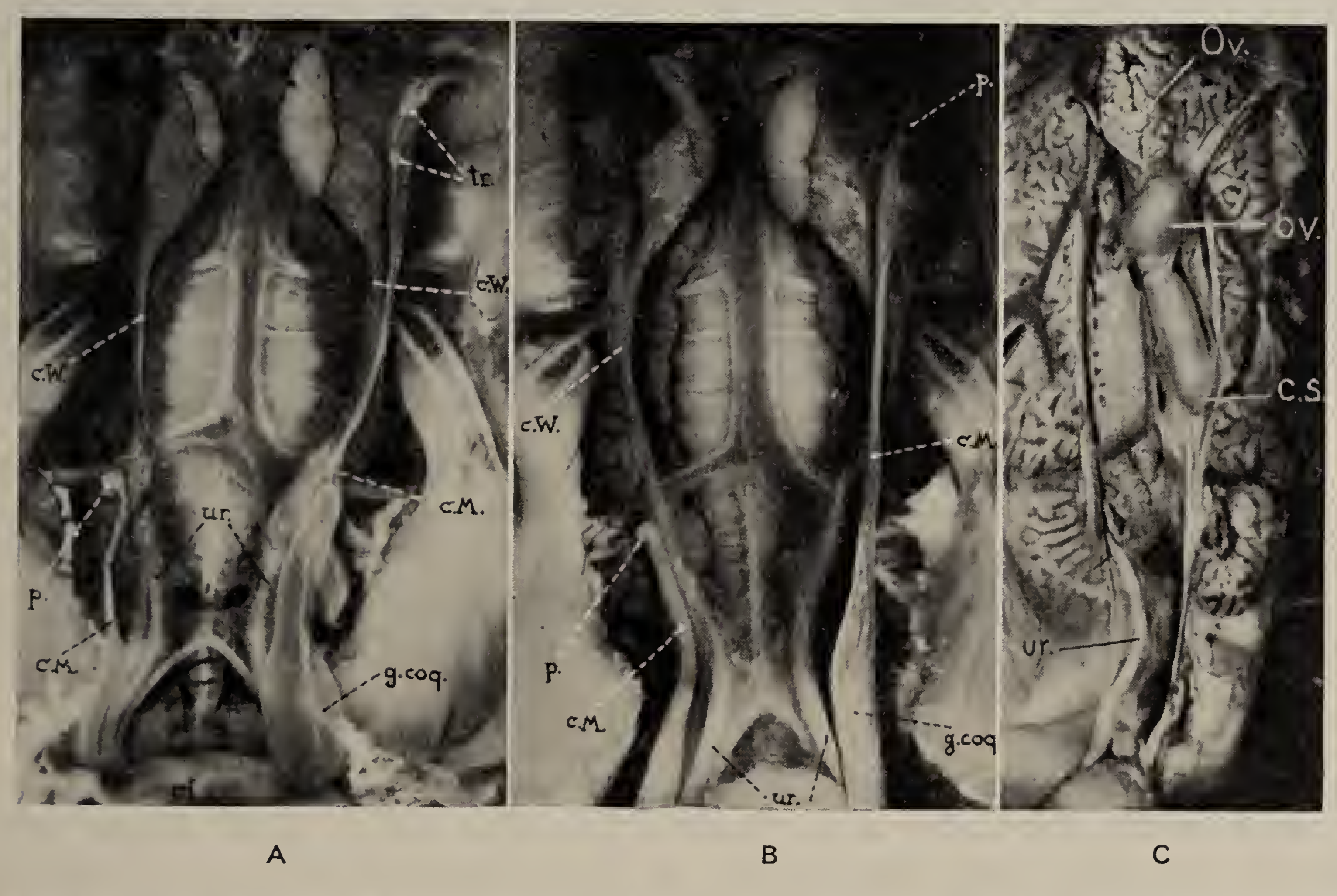


Figure 15. (*A*, *B*) Action des hormones œstrogènes sur la différenciation sexuelle des gonades et des canaux de Müller chez le mâle. Deux cas d'intersexualité montrant la transformation de la gonade gauche en ovaire, la régression de la gonade droite, et, en ce qui concerne le problème envisagé dans cet article, *le maintien des canaux de Müller gauches* et leur développement suivant le mode femelle. *A* persistance de tronçons du canal gauche; *B* persistance de tout le canal gauche avec différenciation d'une glande coquillière, régression du canal de Müller droit, réalisant une asymétrie conforme au type femelle (d'après Et. Wolff et A. Ginglinger). G. = 4,5.

C action des hormones androgènes injectées avant le 7ᵉ jour de l'incubation sur les canaux de Müller des embryons femelles. Atrophie des canaux de Müller, persistance d'un tronçon céphalique plus ou moins notable (poussin de 15 jours) (d'après Et. Wolff). G. = 1.

c. M. canaux de Müller; *c. W.* canaux de Wolff; *p.* pavillon; *g.coq.* glande coquillière; *Ov.* ovaire; *ov.* rudiment d'oviducte terminé en cul de sac *c.s.*; *ur.* uretères.

importants, se maintiennent et se développent. Pour une quantité d'hormone supérieure à un certain seuil, le tractus müllerien des mâles intersexués est identique à celui des femelles, avec son asymétrie caractéristique (Figure 15 *A*, *B*).

Une hormone androgène, injectée dans les mêmes conditions, détermine la régression des canaux de Müller chez les femelles; l'atrophie porte principalement sur le segment distal des deux canaux de Müller, un tronçon céphalique subsiste généralement sur une certaine longueur (Figure 15 *C*).



Figure 16. Action des greffes cœlomiques de gonades mâles sur un embryon femelle. Disparition complète des canaux de Müller.

c.W. canaux de Wolff; *g.d.* gonade droite; *Ov.* ovaire; *ur.* uretères (d'après Et. Wolff). G. = 8.

De ces expériences, on peut conclure que les hormones œstrogènes cristallisées peuvent empêcher la régression des canaux de Müller chez les mâles, et que les hormones androgènes peuvent la provoquer chez les femelles.

Est-ce à dire que les gonades embryonnaires ont des effets analogues? C'est à cette question que répondent les expériences de greffes cœlomiques.

B. – *Greffes cœlomiques*

Des fragments de gonades embryonnaires différenciées sont introduits dans la cavité cœlomique de très jeunes embryons (stade 2 à 3 jours). Les greffes influent sur la différenciation sexuelle de l'hôte (Et. Wolff, 1947). Les fragments ovariens déterminent l'intersexualité des mâles, en particulier la persistance de tronçons müllériens. Les greffes testiculaires entraînent généralement la disparition complète des canaux de Müller chez les femelles (Figure 16). Il est donc démontré que les gonades embryonnaires sécrètent des hormones qui ont les mêmes effets que les hormones sexuelles cristallisées de l'adulte.

Mais les hormones des deux sexes ont-elles un rôle *effectif* dans la différenciation des canaux de Müller? En d'autres termes, l'hormone mâle est-elle nécessaire à la régression, l'hormone femelle au maintien et à la différenciation de l'oviducte? Quel est enfin le facteur responsable de l'atrophie du canal droit femelle? Les expériences de castration ont permis de résoudre ces problèmes.

C. – *Castrations embryonnaires*

Par la même méthode qui nous a servi à étudier le développement asexué de la syrinx et du tubercule génital, nous avons étudié, chez le poulet, le comportement des canaux de Müller en l'absence des gonades. La castration a été pratiquée sur des embryons issus du croisement Rhode Island ♂ Light Sussex ♀, dont la pigmentation, liée au sexe, permet



Figure 17. Résultat de la castration chez un embryon mâle (*A*): persistance des deux canaux de Müller. Castration unilatérale, gauche (*B*) ou droite (*C*), chez la femelle, montrant que l'une et l'autre gonades ont le pouvoir de faire régresser le canal de Müller droit.

M.l., *M.r.* canaux de Müller gauche et droit; *r.g.* rudiment gonadique droit (d'après Et. Wolff et Em. Wolff). G. = 12 (*A*), 5,5 (*B*, *C*).

de reconnaître le sexe génétique, malgré l'ablation des gonades. Mâles et femelles, castrés au 3[e] jour de l'incubation, conservent, après le stade normal de la différenciation sexuelle, deux canaux de Müller de même longueur, et également calibrés (Figure 17 *A*). On n'observe de régression ni chez le mâle, ni chez la femelle (Et. Wolff et Em. Wolff, 1951).

Ce résultat démontre que l'hormone femelle n'est pas nécessaire au maintien des canaux de Müller. C'est l'hormone mâle qui, en provoquant leur régression, joue le rôle essentiel dans la différenciation sexuelle des canaux.

D'après ces mêmes résultats, la régression du canal droit femelle paraît liée, elle aussi, aux sécrétions de la gonade femelle. Des expériences d'hémicastration précisent ce rôle. En l'absence de l'ovaire gauche, le canal droit régresse comme chez la femelle normale; on obtient le même résultat en détruisant le rudiment de gonade droite (Figure 17 *B*, *C*). L'une et l'autre gonades femelles paraissent élaborer une hormone qui provoque l'atrophie du canal de Müller droit.

D. –*Culture in vitro*

Les expériences de culture in vitro confirment et précisent les résultats des expériences de castration. Elles démontrent qu'aucun autre organe que les gonades, aucune autre sécrétion que les hormones gonadiques, ne joue de rôle dans le maintien ou la régression des conduits femelles (Et. Wolff, Y. Lutz-Ostertag, D. Pfleger, 1949; Et. Wolff et Y. Lutz-Ostertag, 1952).



Figure 18. Canaux de Müller mis en culture après la différenciation sexuelle des gonades (prélèvement au 10e jour de l'incubation).
A canal au stade du prélèvement; *B* canal mâle en voie de régression après 24 heures de culture; *C* canal femelle ayant évolué en oviducte après 5 jours de culture (d'après Et. Wolff et Y. Lutz-Ostertag). G. = 8.

Si l'on prélève les canaux de Müller avant le 9e jour de l'incubation de l'embryon de poulet, ils survivent en culture et différencient une glande coquillière, quel que soit leur sexe génétique. S'ils sont prélevés sur un embryon de plus de 8 jours, c'est-à-dire après le stade où les gonades embryonnaires ont commencé leur différenciation mâle ou femelle, les canaux mâles dégénèrent en culture: déjà imprégnés par l'hormone mâle, ils ne peuvent échapper à la nécrose (Figure 18). Cette atrophie spontanée est très curieuse à observer: on voit les canaux se lyser et disparaître dans le milieu. La dégénérescence commence par l'extrémité distale, comme dans le développement normal.

Le rôle direct de l'hormone mâle a pu être mis en évidence par des expériences de culture sur un milieu contenant une hormone androgène. Des canaux de Müller indifférenciés ou femelles sont cultivés en présence de propionate de testostérone ou de déhydroandrostérone. En quelques jours, ils entrent en nécrose, alors que d'autres organes, tels les canaux de Wolff, ne sont pas affectés par ce traitement.

Enfin, le rôle stabilisateur qu'exerce l'hormone femelle dans les expériences d'intersexualité a pu être précisé. Nous avons vu que l'hormone femelle n'est pas nécessaire au maintien des canaux de Müller. Pourtant c'est elle qui les fait subsister chez les embryons mâles traités par l'hormone femelle. L'expérience suivante, réalisée par Y. Lutz-Ostertag (1954), permet de préciser la causalité de ce phénomène. Si l'on ajoute au milieu de

culture un mélange d'hormones androgènes et d'hormones œstrogènes en proportions convenables, les canaux ne sont plus sensibles à l'action nécrosante de l'hormone mâle. Ils sont *protégés* par l'hormone femelle.

On peut voir dans ce mécanisme un exemple nouveau du phénomène de la double assurance, par lequel une détermination embryologique, assurée par un premier facteur, se trouve confirmée et renforcée par un second. Il est permis de supposer que l'hormone

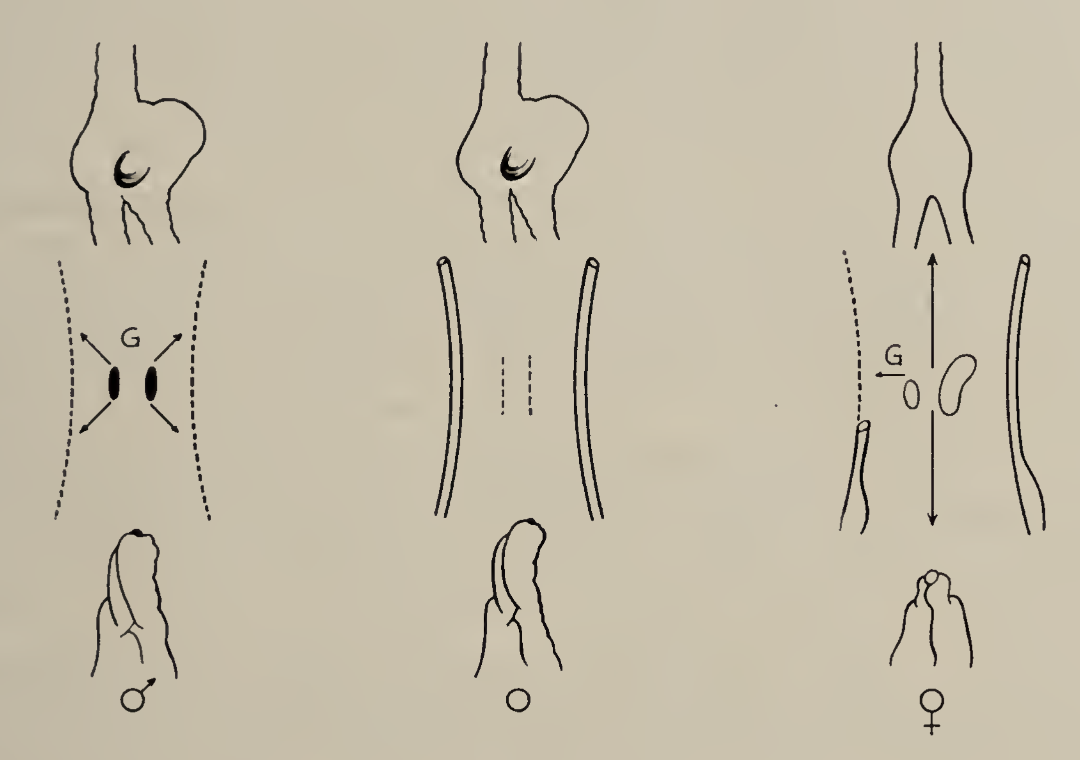


Figure 19. Schéma de l'évolution des caractères sexuels somatiques chez l'embryon mâle (*à gauche*), le castrat (*au milieu*) et la femelle (*à droite*). 1re ligne, *syrinx*, 2e ligne, *canaux de Müller*, 3e ligne, *tubercule génital*; *G.*, gonades. Les flèches symbolisent les actions purement inhibitrices des hormones gonadiques qui provoquent la première différenciation sexuelle de ces caractères.

femelle, dans le développement normal, exerce une action protectrice contre les hormones androgènes qui peuvent être fabriquées en petite quantité par l'ovaire ou élaborées éventuellement par une transformation chimique au niveau d'un autre organe. Ainsi l'hormone femelle n'est peut-être pas nécessaire au maintien des canaux de Müller, mais elle joue le rôle d'une sécurité. D'autre part, d'après les résultats de D. Scheib-Pfleger (1953), elle permet l'évolution ultérieure et la croissance de ces conduits.

Conclusions

Les 3 caractères, qui se révèlent être les différenciations sexuelles somatiques les plus précoces des Oiseaux, à savoir la syrinx, le tubercule génital, les canaux de Müller, sont entièrement et uniquement sous la dépendance des hormones embryonnaires.

En l'absence des hormones sexuelles, ils évoluent suivant un type qui reproduit soit la morphologie mâle, soit une forme voisine de la morphologie femelle, et qui représente le type auto-différencié. Mais c'est rigoureusement la même morphogénèse qui se trouve réalisée dans les deux sexes. On peut ainsi définir, pour les 3 organes étudiés, un type neutre ou asexué, correspondant à la forme spécifique, qui se réalise en l'absence de toute inhibition hormonale.

Pour la syrinx et le tubercule génital, le type neutre correspond au type mâle. Pour les canaux de Müller, il représente une forme voisine du type femelle, à cette différence près que le canal de Müller droit ne régresse pas. Le schéma de la Figure 19 donne une vue d'ensemble des caractères d'un embryon castré, c'est-à-dire neutre ou asexué. On voit, à gauche et à droite, la représentation schématique de ces mêmes caractères chez un mâle et chez une femelle. Il convient de remarquer que la différenciation sexuelle primaire de ces organes se fait uniquement par inhibition. Une hormone, dans l'un des sexes, joue le rôle d'inhibiteur: l'hormone femelle dans le cas de la syrinx et du tubercule génital; l'hormone mâle pour les canaux de Müller mâles; une hormone issue des gonades dans le cas de la régression du canal de Müller droit chez l'embryon femelle.

En conclusion, on peut dire que toutes les différences sexuelles actuellement connues chez les Oiseaux sont sous la dépendance directe des hormones sexuelles. Il en est des caractères précoces comme des caractères sexuels secondaires. A ce point de vue, la différence s'atténue entre caractères sexuels primaires et caractères secondaires. Elle se réduit à une différence chronologique. Il y a des différences qui apparaissent plus ou moins tôt dans le développement – les unes dans la première partie du développement embryonnaire, les autres après la naissance et jusqu'au moment de la maturité sexuelle. Toutes sont «conditionnées» par les hormones sexuelles, et même, comme je l'ai montré dans d'autres travaux, la plus fondamentale des différenciations – celle des gonades.

Parmi les caractères sexuels actuellement connus et étudiés chez les Oiseaux, il n'y en a donc pas qui soient «autosexuels», au sens de ZAWADOWSKI, c'est dire qu'ils ne dépendent pas directement de la constitution génétique des cellules mêmes qui édifient ces caractères différentiels. Il y a donc une différence fondamentale entre les mécanismes généraux de la différenciation sexuelle chez les Insectes, par exemple, et chez les Oiseaux. Chez les uns, la plupart des différenciations sexuelles sont le résultat de réactions qui se produisent dans l'intimité des cellules – en quelque sorte, en vase clos – sous l'influence des gènes sexuels. Chez les Oiseaux, tous les caractères sexuels sont sous la dépendance des hormones élaborées par un seul tissu – le tissu endocrine des gonades. Le même mécanisme préside à la genèse des différences sexuelles précoces et des caractères sexuels tardifs. Ils sont normalement sous la dépendance des gènes sexuels, mais d'une manière indirecte, par l'intermédiaire des hormones mâles ou femelles, qui sont la première et la plus importante des différenciations sexuelles de l'embryon.

BIBLIOGRAPHIE

LUTZ-OSTERTAG, Y. (1954): *Contribution à l'étude du développement et de la régression des canaux de Müller chez l'embryon d'Oiseau.* Thèse de Doctorat-ès-Sciences. Bull. Biol. France Belgique (à l'impression).

REINBOLD, R. (1951): *Le rudiment de tubercule génital du poulet: développement embryonnaire et sensibilité aux hormones sexuelles.* Bull. Biol. France Belgique *85:* 347–367.

SCHEIB-PFLEGER, D. (1953): *Rôle des hormones sexuelles sur le développement in vitro des canaux de Müller de l'embryon de Poulet femelle différencié.* C. r. Acad. Sci. Paris *236:* 1446–1448.

WOLFF, EM. (1950): *La différenciation sexuelle normale et le conditionnement hormonal des caractères sexuels somatiques précoces – tubercule génital et syrinx, chez l'embryon de Canard.* Bull. Biol. France Belgique *84:* 121–193.

Wolff, Et. (1936): *Les bases de la tératogénèse expérimentale des Vertébrés amniotes d'après les résultats de méthodes directes.* Thèse de Doctorat-ès-Sciences. Arch. Anat. Hist. Embryol. *22:* 1–382.
– (1946–1947): *Recherches sur l'intersexualité expérimentale produite par la méthode des greffes de gonades à el'mbryon de Poulet.* Arch. Anat. micr. Morphol. exp. *36:* 69–90.
– (1949): *Sur une technique de castration chez l'embryon d'Oiseau.* C. r. Soc. Biol. Paris *144:* 526–529.
– (1953): *Le déterminisme de l'atrophie d'un organe rudimentaire: le canal de Müller des embryons mâles de l'Oiseau.* Experientia *9:* 121–133.
Wolff, Et., et Ginglinger, A. (1935): *Sur la transformation des Poulets mâles en intersexués par injection d'hormone femelle (folliculine) aux embryons.* Arch. Anat. Hist. Embryol. *20:* 219–278.
Wolff, Et., et Haffen, K. (1951): *Sur la culture in vitro des glandes génitales des embryons d'Oiseau: obtention de la différenciation sexuelle normale et de l'intersexualité expérimentale des gonades explantées.* C. r. Acad. Sci. Paris *233:* 439–441.
– (1952): *Sur le développement et la différenciation sexuelle des gonades embryonnaires d'Oiseau en culture in vitro,* J. Exp. Zool. *119:* 381–399.
Wolff, Et., et Lutz-Ostertag, Y. (1951–1952): *Phénomènes histologiques de la régression des canaux de Müller chez l'embryon mâle de Poulet.* Arch. Anat. Hist. Embryol. *34:* 459–466.
– (1952): *La différenciation et la régression des canaux de Müller de l'embryon de Poulet en culture in vitro.* C. r. Ass. Anat., 39e Réunion, n° 72, fasc. 2: 214–228.
Wolff, Et., Ostertag, Y., et Pfleger, D. (1949): *Sur les conditions de la régression in vitro des canaux de Müller de l'embryon mâle de Poulet.* C. r. Soc. Biol. Paris *144:* 280–282.
– (1949): *Sur la régression in vitro des canaux de Müller de l'embryon mâle de Poulet.* C. r. Acad. Sci. Paris *229:* 1263–1265.
Wolff, Et., Strudel, G., et Wolff, Em. (1948): *L'action des hormones androgènes sur la différenciation sexuelle des embryons de Poulet.* Arch. Anat. Hist. Embryol. *31:* 237–310.
Wolff, Et., et Wolff, Em. (1951): *The Effects of Castration on Bird Embryos.* J. Exp. Zool. *116:* 59–97.
– (1952): *Le déterminisme de la différenciation sexuelle de la syrinx de canard en culture in vitro.* Bull. Biol. France Belgique *86:* 325–350.
Zawadowsky, M. (1928): *On the Equipotentiality of the Tissues of Males and Females in Birds and Mammals.* Trans. Lab. Exp. Biol., Zoopark Moscow *4:* 9–67.

Neuere Untersuchungen zur Kopfmorphologie der Vögel[1]

HELMUT HOFER

Giessen

(Aus dem Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Giessen; Direktor: Prof Dr. H. SPATZ)

Folgende Merkmalskombination kennzeichnet den Vogelschädel:

1. Die mit der hohen Hirndifferenzierung einhergehende Vergrösserung des Hirnschädels, dessen Knochenelemente wie beim Säuger Platten bilden, die das Gehirn umschliessen.

2. Die durch die grossen Bulbi hervorgerufenen weiträumigen Orbitae, die medial zusammengerückt sind und die Tropibasie des Schädels erklären. Augen und Gehirn bestimmen die Form des Hirnschädels. Hinsichtlich der ersteren macht *Apteryx* eine Ausnahme.

3. Die Umbildung der Kiefer zu einem mit Hornplatten umscheideten Schnabel.

4. Die stets vorhandene Kinetik, die als Pro- und Rhynchokinetik auftreten kann und verschiedene Ausbildungsstufen zeigt.

5. Die weitgehende Reduktion des Geruchsorganes.

Diese Merkmale stehen in innerem Zusammenhang, den in wenigen Punkten aufzuzeigen zunächst unsere Aufgabe ist. Dabei kann es sich nur um die Darstellung der *Zustände* wechselseitiger Beziehungen handeln, die offenlassen muss, was Ursache und was Folge war, da die Evolutionsabläufe, in denen der Endzustand herausgebildet wurde, nicht bekannt sind. Die durch den Mangel umfangreichen Fossilmaterials aus den morphologisch und phylogenetisch wichtigen Perioden der Herausbildung des Vogelstammes gegebene Situation kennzeichnet die vergleichende Anatomie der Vögel, die sich entweder auf die funktionelle Analyse beschränken muss oder verschiedene rezente Zustände stammesgeschichtlich umdeutet und systematisch auswertet. Das *Wer-*

---

[1] Die vorgelegten Untersuchungen sind teils älteren, teils neueren Datums. Im Zusammenhang mit einer Bearbeitung der Kinetik des Echsenschädels, die im Sommer 1952 am Senckenbergischen Naturmuseum und an der Dr.-Senckenbergischen Anatomie zu Frankfurt durchgeführt wurden, erwiesen sich ergänzende Arbeiten am Vogelschädel als nötig. Das abgebildete Material entstammt überwiegend den Sammlungen des Naturhistorischen Museums zu Wien, für dessen Überlassung ich Dr. v. ROKITANSKY herzlichst danke. In freundschaftlichster Weise unterstützte mich auch mein Freund Prof. D. STARCK (Frankfurt) und Herr Prof. E. STRESEMANN (Berlin) sowie Herr Prof. R. MERTENS (Frankfurt a. M.). Für reiches, gut konserviertes Vogelmaterial danke ich auch ganz besonders Herrn Dr. H. SICK (Rio de Janeiro). Die Untersuchungen wurden mit einer Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt, der ich dafür zu Dank verpflichtet bin.

Der knappe Raum verbietet eine ausführlichere und vollständige Berücksichtigung der vorhandenen Literatur.

den des Typus morphologisch interpretierend zu verfolgen, ist uns vorläufig versagt. Eine zeitliche Einordnung der anatomischen Zustände ist nicht möglich, da ausreichendes Fossilmaterial nicht vorliegt und sichere Anhaltspunkte bietet. Welches gestaltliche Verhalten als primitiv anzusprechen ist, entscheidet letztlich die Meinung eines Autors und nicht ein zeitlich festgelegter Fossilfund. Sicher leben unter den rezenten Vögeln Stämme, die auf hohes stammesgeschichtliches Alter zurückblicken, neben solchen späteren Ursprunges. Aber primitiv in dem Sinne, in dem wir unter den Säugern die Insektivoren und Didelphiden als primitiv ansprechen, sind auch die vermutlich alten Vogelstämme nicht. Dazu verlangen die Biotope, in denen sie leben, zu weit gediehene Sonderanpassungen. Die Vögel zeigen einen im Verhältnis zu anderen Wirbeltierklassen streng eingehaltenen, engen Bauplan, der ausserordentliche Gliederungen nach «innen» zeigt. Diese sind aber, das können wir per analogiam von fossil gut belegbaren Wirbeltierstämmen schliessen, ein sicheres Zeichen dafür, dass die Vögel aus einer sehr kleinen, selbst wahrscheinlich schon hoch differenzierten Reptilgruppe hervorgingen. Sowie die Eroberung des Luftraumes gelungen war, dürfte eine explosive Formenaufsplitterung erfolgt sein. Dasselbe kennen wir von den Fledermäusen, die Insektivorenabkömmlinge sind und unter den Säugern die formenmannigfaltigste Gruppe wurden.

Die Rückbildung des Geruchsorganes und damit der entsprechenden rhinenzephalen Abschnitte, könnte im Zusammenhang mit der Bildung des Schnabels stehen, denn der topische Zusammenhang zwischen dem Hirnschädel und dem das Geruchsorgan und seine Hilfsapparate bergenden Oberkiefer muss beim Vogel nicht in dem Masse gewahrt werden wie beim makrosmatischen Säuger, bei dem das Riechhirn flächenhaften Anschluss an die Nasenkapseln behält und mit diesen zusammen in der Regel interorbital liegt. Mit der Rückbildung des Geruchsorganes verliert der Oberkiefer der Vögel auch die von diesem ausgehenden gestaltenden Einflüsse, wird aber im selben Masse anderen differenzierenden Möglichkeiten gegenüber offener. Das im wesentlichen nur in seiner Grösse und mit seinen Nebenräumen veränderliche Geruchsorgan stellt ein konservatives Element des Kopfes dar, das im Oberkiefer geborgen ist und dessen Entwicklungsmöglichkeiten eher hemmt. Man findet daher auch in keiner anderen Amniotengruppe eine Formenmannigfaltigkeit der Oberkiefer wie bei den Vögeln, die ihren funktionellen Ausdruck in der Vielfalt der Verwendungsarten findet. Ist damit ein Zusammenhang zwischen der Rückbildung des Geruchsorganes und der Schnabelgestaltung gegeben, so ist nicht zu übersehen, dass letztere auch in Beziehung zur Kinetik stehen dürfte, denn durch sie wird der Oberkiefer präorbital vom Hirnschädel abgegliedert und funktionell gesondert.

Die präorbitale Abgliederung des beweglichen Oberschnabels, die typisch für die Prokinetik ist (vgl. S. 113), kann aus der Notwendigkeit verstanden werden, die grossen Augen und das die Schädelkapsel völlig ausfüllende Gehirn durch eine in sich starre Knochenhülle zu schützen, in der keine inneren Schädelbewegungen stattfinden, wie das beim meso- oder metakinetischen Reptilschädel der Fall ist, bei dem das Gehirn aber weniger hoch differenziert und durch breite leptomeningeal erfüllte Räume vom Schädel geschieden ist Durch die präorbitale Abgliederung des Oberkiefers umfasst das Okzipitalsegment des kinetischen Schädels (Versluys) die knöcherne Hirnkapsel, das Orbitalskelett und das Mesethmoid Das Okzipitalsegment erhält seine basale Verfestigung

durch das Rostrum sphenoidale, das von der Basisplatte nach oral bis zur Pars perpendicularis des Mesethmoids sich erstreckt, mit der es verschmilzt. Das Keilbeinrostrum ist damit beim Vogel länger geworden als beim kinetischen Reptilschädel, bei dem es als Processus cultriformis frei endet und nicht, wie beim Vogelschädel, eine vordere Stütze von dorsal erhält. Das hat wieder für das Gaumenskelett Bedeutung, welches weiter rostral als bei den Reptilien eine feste, umfangreiche und doch bewegliche Anlehnung am Keilbeinrostrum gewinnt. Die Bildung eines Gleitlagers zwischen Gaumen und Rostrum sphenoidale, nasal des Basipterygoidgelenkes, ist ein für die Morphologie des Gaumenskelettes wichtiges, die Vögel kennzeichnendes Merkmal, das sowohl die Veränderungen des erwähnten Gelenkes als auch den Verlust des Epipterygoids verständlich macht und zur Folge hat, dass das ganze Maxillarsegment (Ober- und Unterkiefer, Gaumen- und Jochbogenspangen und Quadratum) Führung und inneren Zusammenhang vom Okzipitalsegment erhält (vgl. S. 111 f.).

Auf diese Verhältnisse gehen wir etwas näher ein. Die Gaumenspangen (Palatinum und Pterygoid) werden in Höhe des Palato-Pterygoidgelenkes, also nasal der Basipterygoidverbindung, nach medial geknickt, so dass sie sich von lateral an das Rostrum sphenoidale anlagern können. Dieses Gleitlager, an dem sich in wechselndem Masse auch der Vomer beteiligen kann, zeigt niemals gelenkähnliche Differenzierungen; die Bezeichnung «Gaumengelenk» ist demnach anatomisch nicht richtig. Die zunächst dem Rostrum lateral anliegenden Elemente rücken nach medio-ventral und gewinnen zunehmend syndesmotischen Kontakt, ausgenommen die Pterygoide, die gelenkig beweglich bleiben müssen. Kommt es zur synostotischen Verschmelzung der Palatina, so spricht man von Sympalatinie, die vielfach gekoppelt mit Desmognathie auftritt und ein Beweis stärkster Beanspruchung des Kieferapparates durch kräftigen Biss darstellt (HOFER, 1945a; 1948). Die verschiedenen Differenzierungen dieses Gleitlagers (Abb. 1) können als Versuche aufgefasst werden, das Gaumenskelett möglichst sicher am Keilbeinrostrum zu führen.

Auch das phylogenetisch uralte Basipterygoidgelenk ist funktionell ein Gleitlager, aber da es weiter okzipital liegt als das des Gaumens und räumlich beschränkter ist, ist es als Stütze und Führung des Munddaches weniger leistungsfähig (vgl. dazu BÖHM, 1930, S. 705 ff.). Daher wird es entweder völlig reduziert oder bleibt hinter dem Gaumengleitlager funktionell im Hintergrund, oder es wird in seltenen Fällen nach vorne verschoben und beteiligt sich an der Bildung des Gaumengleitlagers. Man nahm vielfach, wenn auch nicht allgemein, an, dass echte Gelenke im Gleitlager des Gaumens als Neubildungen aufzufassen seien (HOFER, 1945a; 1948), die zwischen dem Caput pterygoidei und dem Rostrum entstanden seien (Galliformes, Anseriformes, Anhimae; Abb. 3). Dagegen konnte LANG (1954a) an *Gallus* nachweisen, dass auch dieses Gelenk ein typisches, aber vorgelagertes Basipterygoidgelenk ist, in dem ontogenetisch ein prochondrales Gewebescheibchen angelegt wird, das dann in der Bildung der beiderseitigen Gelenkknorpel aufgeht. Man kann deshalb annehmen, dass auch bei den anderen erwähnten Formen ein vorverlagertes Basipterygoidgelenk vorliegt. Diese Verlagerung des Basipterygoidgelenkes zeigt ebenso wie die Bildung des eben weiter rostral liegenden Gleitlagers, dass beim Vogel die Unterstützung des Gaumenskelettes weiter rostral erfolgen muss als beim kinetischen Reptilschädel (Abb. 2). Der Grund dafür könnte

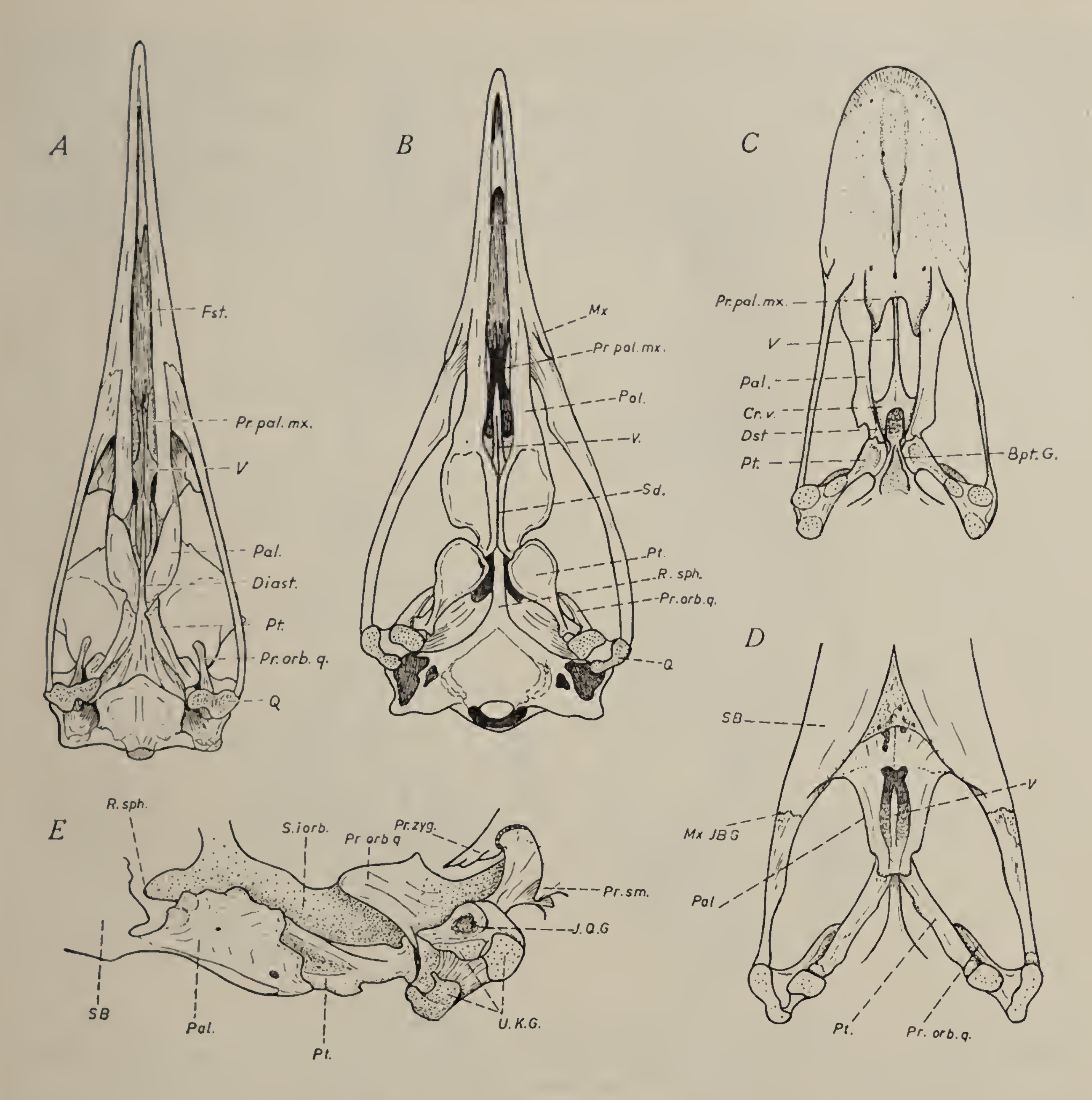


Abbildung 1. Gaumengleitlager verschiedener Vögel.

A: Colymbus stellatus, ursprünglicher Zustand mit durchgehendem Diastema, Vomer nicht mit den Palatina verschmolzen. – *B: Spheniscus demersus*, Syndesmose zwischen den Palatina, die, ventral des Rostrum sphenoidale herumgreifend, in Kontakt kommen. – *C: Cereopsis novae-hollandiae*, das Basipterygoidgelenk ist rostral gerückt und verhindert ein Zusammentreffen der Palatina. Es ist an der Bildung des Gleitlagers beteiligt, daher breites Diastema. Vomer mit den Palatina verschmolzen. – *D: Buceros* sp., Sympalatinie. Der Vomer ist den verschmolzenen Palatina aufgelötet. – *E:* Gaumengleitlager von *Bucorvus abyssinicus* von lateral. Typus eines stark belasteten Gleitlagers.

Bpt.G. Basipterygoidgelenk; *Cr. v.* Crus vomeris, lateraler Ast des Vomers, der sich mit dem gleichseitigen Palatinum verbindet; *Dst* Diastema, Spalt zwischen den Palatina, der verschlossen werden kann; *Fst* Schnabelfirst, von ventral gesehen; *J. Q. G.* Quadrato-Jugal-Gelenk; Mx. JB. G gelenkartige Abgliederung des Jochbogens vom Maxillare; *Pal* Palatinum; *Pr. orb. q.* Processus orbitalis quadrati; *Pr. pal. mx.* Processus palatinus maxillaris; *Pr. sm.* Processus suprameaticus; *Pr. zyg.* Processus zygomaticus; *R. sph.* Rostrum sphenoidale; *Q* Quadratum; *SB* Schnabelbasis; *Sd* Syndesmose zwischen den beiden Palatina; *S. iorb.* Septum interorbitale; *U.K.G.* Unterkiefergelenkfläche am Quadratum; *V* Vomer.

einerseits in der Medialknickung der Gaumenspangen in der Nähe der Palato-Pterygoidgelenke liegen, wodurch gerade bei dem hochkinetischen und stark beanspruchten Vogelgaumen eine besondere Luxationsgefahr gegeben ist, um so mehr als die Gaumenspangen keine laterale Abstützung durch das Transversum erhalten, andererseits ist hier infolge der Länge des Rostrums die weitere Ausdehnungsmöglichkeit eines stark durchdifferenzierten Gleitlagers gegeben, das ausserdem weiter rostral liegt, also in der Nähe

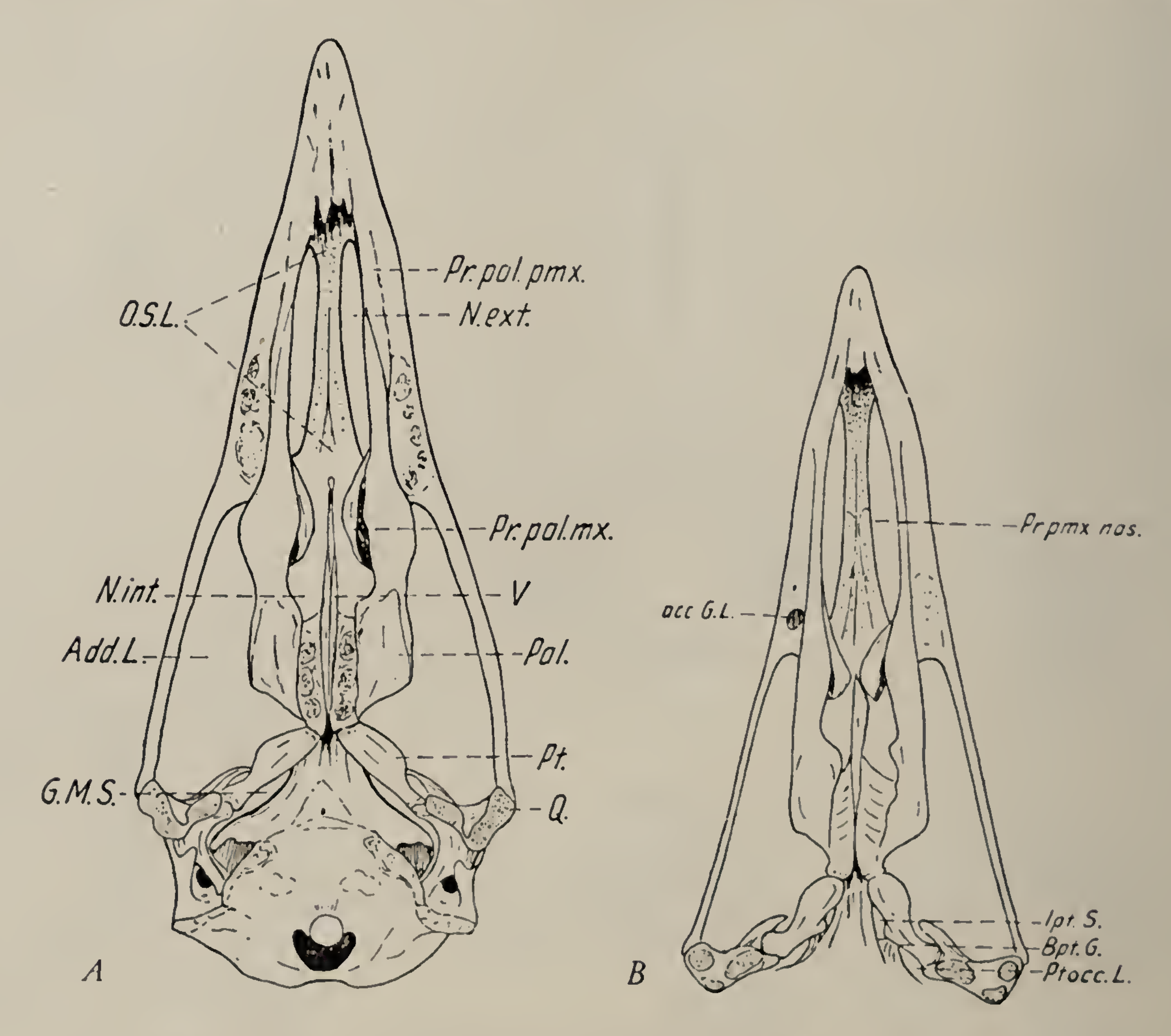


Abbildung 2. Gaumenansicht des Schädels von *Otis tarda*.
A erwachsenes, *B* juveniles Tier. Basipterygoidgelenk bei *B* noch erhalten. Beachte die verschiedene Lage des Gaumengleitlagers und des Basipterygoidgelenkes. Aus HOFER (1948).
Add.L. Adduktorlücke; *G.M.S.* Gaumenmittelspalt; *N. ext.* äussere Nasenöffnung; *N. int.* innere Nasenöffnung; *O.S.L.* Oberschnabellücke. Übrige Bezeichnungen wie in Abbildung 1.

der präorbitalen Beugungszone, wo auch die intensivste Durchbiegung und damit auch Gefährdung der Gaumenspangen erfolgt.

Der völlige Verlust des *Epipterygoids* kann als Folge eines am Rostrum sphenoidale ausreichend gesicherten Gaumenskelettes angesehen werden. Bei mesokinetischen Echsenschädeln, die unter rezenten Reptilien allein zum Vergleich herangezogen werden können, erfolgt die Anlagerung des Gaumenskelettes an das Okzipitalsegment allein im Basipterygoidgelenk, das ebenfalls ein Gleitlager bildet, dessen überknorpelte Flächen stark geneigt sind. Dieses bedarf weiterer Sicherungen, besonders bei stark kinetischen Formen, die es durch Knochenkanten am Pterygoid selbst erhalten kann, die hier nicht weiter interessieren. Eine weitere Sicherung bildet das Epipterygoid, das immer in unmittelbarer Nähe des Baspterygoidgelenkes an der Dorsalfläche des Pterygoids eingelenkt.

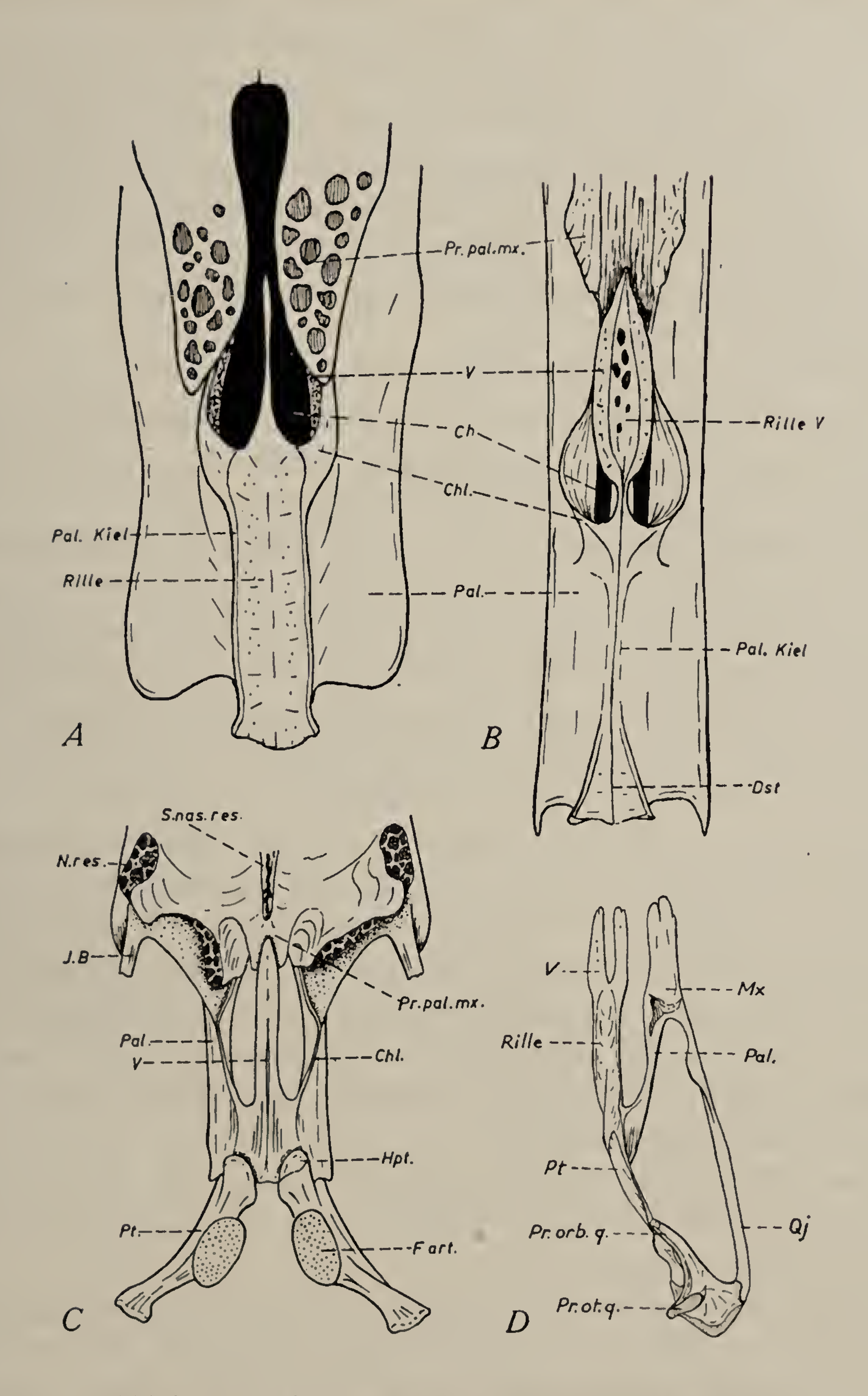


Abbildung 3. Gaumengleitlager von dorsal gesehen.
A: Ciconia ciconia. – *B: Ardea cinerea.* – *C: Anser* sp., beachte hier die Gelenkfacette des Pterygoids für das Basipterygoidgelenk. – *D: Rhynchotus rufescens*, paläognather Typus mit sehr deutlicher Gleitrille an der Dorsalfläche des Vomers. Bei *Anser* bilden Vomer und Palatinum keine Gleitrille, da sie durch das Basipterygoidgelenk vom Rostrum sphenoidale abgestemmt werden. – Originale, *D* nach Hofer (1945). *Ch* Choane; *Chl.* Choanenlamelle des Palatinums, eine Knochenfalte, die die Choane hinten und oben umfasst; *F. art.* Facies articularis des Pterygoids; *Hpt.* Hemipterygoid, einseitig erhalten; *J.B.* Jochbogen; *N. res.* Nasale, teilweise reseziert; *Pal.Kiel* Dorsalkiel des Palatinums; *Pr. ot. q.* Processus oticus quadrati; *Qj* Quadratojugale; *Rille* Gleitrille des Palatinums, bei *Ardea* nur im aboralen Teil vorhanden; *S. nas. res.* Septum nasi, ethmoidaler Anteil, teilweise reseziert.

Das obere Ende des Epipterygoids legt sich von lateral gegen die Schädelkapsel, mit der es beweglich durch Bindegewebe verbunden ist, so dass es den Bewegungen des Pterygoids schwingend folgen und es bei passiven Extrembewegungen im Gaumenapparat in Führung halten kann. Diese Sicherheit ist beim Vogelschädel völlig durch das Gleitlager gegeben, so dass der Verlust des Epipterygoids funktionell nichts zu besagen hat. Es muss sich wohl um einen völligen Verlust desselben gehandelt haben, da bei einem kinetischen Schädel der Einbau eines beweglichen Gaumenknochens in die starre Seitenwand des Schädels völlig unwahrscheinlich ist (vgl. GAUPP, 1906; DE BEER, 1939; MARINELLI, 1936; STADTMÜLLER, 1936).

Der Verlust des Transversums wird später erwähnt werden (S. 112).

Der Funktionswechsel des *Vomers* ist sowohl durch die Rückbildung des Geruchsorganes als auch durch die Verlängerung des Schädelkieles und die Bildung eines Gaumengleitlagers verständlich. Beim Reptilschädel bildet er noch den Boden der Nasenkapseln und steht mit den Elementen des Gaumenskelettes in Nahtverbindung. Im Zusammenhang mit der Rückbildung des Geruchsorganes, vielleicht auch mit der bei der Schnabelbildung einsetzenden apikalen Streckung des Oberkiefers, gelangt der Vomer, der ja mit den Gaumenelementen bauplanmässig in Kontakt ist, in zunehmendem Masse in den Einflussbereich der die Gaumengestaltung beeinflussenden Faktoren. Er verliert damit weitgehend seine ursprünglichen Beziehungen zum Geruchsorgan, die er ontogenetisch noch hat. Wieweit seine sehr wechselnde Form noch vom Geruchsorgan her verstanden werden kann, müssten auf dieses Problem gerichtete topographische Untersuchungen zeigen. Der Vomer wird zur Bildung der Gleitrinne des Gaumenlagers am Keilbeinrostrum in verschiedenem Masse, mitunter sogar ausschliesslich (Ratiten, Crypturi), herangezogen. Der Funktionswechsel des Vomers ist nur durch die Rückbildung des Geruchsorganes und durch die mit der Rostralverlängerung des Schädelkieles geänderten Topographie zwischen Munddachskelett und Hirnschädel zu verstehen, wobei der vorderen Abstützung des Rostrum sphenoidale durch das Mesethmoid die entscheidende Bedeutung zukommt. Bei mesokinetischen Echsenschädeln, deren Rostrum als Processus cultriformis frei in den Innenraum des Schädels hineinragt, ist eben dadurch die Voraussetzung nicht gegeben, dass ein Gaumengleitlager unter Mitbeteiligung des Vomers gebildet wird.

Im funktionellen System des Maxillarsegmentes spielt das *Quadratum* eine besondere Rolle, da es Partner von vier Gelenken ist: Auf ihm fussen die Jochbogen und die Pterygoide, an seinem Distalende gelenkt der Unterkiefer mit einem sehr komplizierten Gelenk, und sein proximales Ende artikuliert doppelt an der Otikalregion des Hirnschädels. Eine sinnvolle Bewegung in dieser Gelenkgruppe ist nur möglich, wenn die Gelenkpartner wechselseitig gesichert sind, einerseits durch Skelettdifferenzierungen sowie Führungs- und Hemmungsbänder, andererseits durch die Muskulatur. Die Differenzierung der vom Schädel an das Quadratum herantretenden bzw. von ihm an den Unterkiefer ziehenden Muskulatur in einzelne Individuen und Portionen ist bei Vögeln in Übereinstimmung mit der durchgebildeteren Kinetik erheblich weiter gediehen als bei kinetischen Reptilien. Hier kann nur auf die Arbeiten von BEECHER (1953), BARNIKOL (1953, 1952, 1954), FIEDLER (1951), HOFER (1950), LAKJER (1926), INGE und IVO POGLAYEN (1953, 1954) und STARCK (1940) verwiesen werden. Diese Muskulatur

hat nicht nur die Aufgabe, das Quadratum zu bewegen, sondern muss es auch in bestimmten Stellungen gegenüber seinen Gelenkpartnern fixieren können, da jeder vom Oberkiefer an die Mandibula ziehende Muskel sowie die Adduktoren und der Depressor mandibulae direkt oder indirekt Bewegungen im distalen sowie im proximalen Quadratgelenk auslösen können. Daher ist auch der hemmende und führende Bandapparat sowie die Disci articulares bei Vögeln erheblich mehr durchgebildet als bei Reptilien, wo einfachere Verhältnisse vorliegen. Dazu kommt, dass bestimmte Bewegungsvorgänge, die im einzelnen kaum analysierbar sind, miteinander gekoppelt sein können (v. Kripp, 1933; Marinelli, 1928; 1936; Moller, 1930); bei Reihern, *Phalacrocorax*, *Sula* und anderen ist die Unterkiefersenkung bei bestimmter Stellung des Quadratums gesperrt. Die vom Depressor mandibulae ausgelöste Unterkiefersenkung soll von einer Hebung des Oberkiefers begleitet sein. Das erfolgt einerseits passiv, indem die schräggestellte otikale Gelenksachse dazu führt, dass das Quadratum dem Druck im Unterkiefer nach vorne innen schwingend nachgibt, andererseits auch aktiv durch Kontraktion der Protraktoren die Quadratum und Pterygoid nach vorne ziehen. Bei der aktiven Schnabelöffnung dürften sowohl der vom N. facialis innervierte M. depressor mandibulae als auch der durch den N. trigeminus versorgte M. protractor gleichzeitig wirken. Knechtl (1954) hat eine Faserverbindung zwischen dem motorischen Facialis- und dem motorischen Trigeminuskern der Medulla oblongata bei Vögeln gefunden und deutet diese im obigen Sinne, so dass auch ein neurologisches Argument für die auf Versluys zurückgehende Auffassung spricht.

Ein prinzipieller, für die morphologische Analyse wichtiger Unterschied zwischen dem prokinetischen Vogel- und dem mesokinetischen Reptilschädel besteht darin, dass bei ersterem das gelenkig durchgegliederte Maxillarsegment seine innere Festigkeit und Führung vom Hirnschädel, also vom Okzipitalsegment, erhält, der infolge seiner Grösse das überwiegende Ursprungsgebiet der Muskulatur bildet. In dem Kräftespiel von Zug und Druck, das bis in die Ursprungsgebiete der Muskulatur hineinwirken muss und das sich in der bisher noch kaum untersuchten trajektoriellen Strukturierung des Knochens ausdrücken muss, sind die beiden Segmente des Vogelschädels viel enger aufeinander angewiesen, als dies beim Reptilschädel der Fall ist. Weil die Knochenverstrebungen vom Angriffspunkt der Kräfte bis zu den Ursprungsfeldern der Muskelportionen durchgehen müssen, also vom Maxillarsegment in das Okzipitalsegment übertreten, *deshalb kann der Vogelschädel im ganzen von der Kinetik und der Kieferfunktion aus funktionell analysiert werden.* Beim Vogel hat sich das erst präorbital endende Okzipitalsegment funktionell in den Vordergrund geschoben, indem es die Ursprungsfelder der Muskulatur bildet. Allerdings ist dies nur möglich geworden, weil durch die Hirn- und Hirnkapselvergrösserung die Kopfmuskulatur an ihr Platz finden kann. *Damit ist eine klare Beziehung zwischen der Hirnvergrösserung und der durchgreifenden, vom Kieferskelett ausgehenden funktionellen Charakterisierung des Gesamtschädels gegeben.* Im Gegensatz dazu ist beim mesokinetischen Reptilschädel das Okzipitalsegment im Verhältnis zum maxillaren klein und ist wie in eine Hülse von hinten in jenes hineingeschoben. Die wichtigsten Ursprungsgebiete der Kiefermuskulatur finden sich an den zum Maxillarsegment gehörigen Spangen des Schädeldaches, zum geringeren Teil mit tiefen Portionen auch am Hirnschädel. Daher verläuft das Kräftespiel von Zug und Druck überwiegend im

Maxillarsegment. Da dieses deshalb seine innere Festigkeit und Funktionstüchtigkeit überwiegend aus seiner eigenen Konstruktion, aus sich selbst gewinnen muss, deshalb sind seine Knochenspangen, in denen die Trajektorien verlaufen, in ihrer Form, Stellung zueinander, Lage und Struktur der Nähte usw., besonders bei stark beanspruchten Formen, weitestgehend von der Kieferfunktion aus interpretierbar. In erheblich geringerem Masse gilt dies für das Okzipitalsegment, bei dem meist nur die Stellung der Pterygoidfortsätze der Basisphenoide und die Stellung der aufsteigenden Fortsätze der Prootica und die Processus parotici einigermassen funktionelle Beziehungen aufweisen können.

Die für das Maxillarsegment der mesokinetischen Reptilschädel gegebene Notwendigkeit, seine Festigkeit und Funktionstüchtigkeit aus seiner eigenen Konstruktion zu gewinnen, erklärt auch, dass bei ihm zwei Knochenspangen im Munddach gefunden werden, die in vergleichbarer Form beim Vogelgaumen nicht auftreten bzw. völlig fehlen: Das Transversum fehlt den Vögeln gänzlich; bei Reptilschädeln verbindet es das laterale Vorderende des Pterygoids mit dem Hinterende des Maxillare. Ausserdem bildet das Palatinum einen lateral strebenden Processus maxillaris aus, der eine breite Nahtverbindung mit der Innenkante des Hinterendes des Maxillare eingeht. Auf diese Weise werden zwei Knochenspangen gebildet, die das Hinterende des Oberkiefers mit dem Gaumenskelett verbinden und so den inneren Zusammenhang des Kieferabschnittes des Maxillarsegmentes sichern. Beim Vogelschädel, dessen Gaumen durch das Gleitlager am Rostrum sphenoidale gesichert und in Führung gehalten wird, ist eine solche Verstrebung zwischen Oberkiefer und Munddach nicht nötig. Den Verlust des Transversums kann man durch die Entwicklung des Gaumengleitlagers beim Vogelschädel verständlich machen. Aus demselben, für den mesokinetischen Echsenschädel gültigen Prinzip ist die vom Jugale gebildete Postorbitalspange verständlich, die das Hinterende des Maxillare occipital der Orbita mit dem Schädeldach verbindet; bei hochkinetischen Formen (Warane) wird sie aus hier nicht zu diskutierenden Gründen durchbrochen. Sie stützt das Kieferskelett gegen das Schädeldach ab; eine analoge Struktur fehlt bei dem andere topische und funktionelle Verhältnisse aufweisenden Vogelschädel.

In einigen Punkten konnte gezeigt werden, dass die wechselnde Form des Vogelkopfes sowohl von den Leistungen des Kiefer-Gaumen-Skelettes als auch von der Rückbildung des Geruchsorganes, der Vergrösserung der Augen und des Gehirnes in wechselseitigen Zusammenhängen verständlich sind. Das Ganze ist durchgreifend von der Kinetik beherrscht. Die bis ins einzelne gehende Durchkonstruktion ermöglicht es, dass trotz der oben geschilderten engen funktionellen Beziehungen zwischen maxillarem und okzipitalem Segment der Kieferabschnitt des ersteren zu der oft betonten äusseren und funktionellen Sonderstellung kommen kann. Im folgenden sollen einige Beispiele vorgeführt werden, die die beherrschende Stellung der Kinetik bei den Gestaltveränderungen des Vogelschädels noch unterstreichen. Wir beschäftigen uns mit der Morphologie der Oberschnabelbasis.

Der Schädel der Amnioten ist *neurokinetisch.* Bei diesem Typus ist ein Teil des Neurokraniums abgegliedert, der zusammen mit dem Splanchnokranium und den angeschlossenen Dermalelementen das Maxillarsegment bildet (HOFER, 1945 b). Die Abgliederung des dem Maxillarsegment zugehörigen Teiles des Neurokraniums kann in verschiedenen Querebenen des Schädels erfolgen; danach kann Meta-, Meso-, Pro- und Rhynchokinetik

unterschieden werden. Die Bewegungen des Maxillarsegmentes erfolgen um eine in Höhe der Abgliederung gelegenen Querachse. Beim Vogelschädel liegt diese immer präorbital; im prokinetischen Zustand liegt sie zwischen dem Mesethmoid und dem Ethmoid, im rhynchokinetischen rostral des Ethmoids. Zunächst befassen wir uns mit der Prokinetik. Bei ihr wird das Ethmoidalskelett durch die Fissura cranio-facialis in einen rostralen, dem Schnabelskelett und damit dem Maxillarsegment zugehörigen, und in einen mesethmoidalen, dem Okzipitalsegment zugehörigen Teil geschieden. Diese Lage ist die Bedingung für die Prokinetik, bei der der Oberkiefer im ganzen bewegt

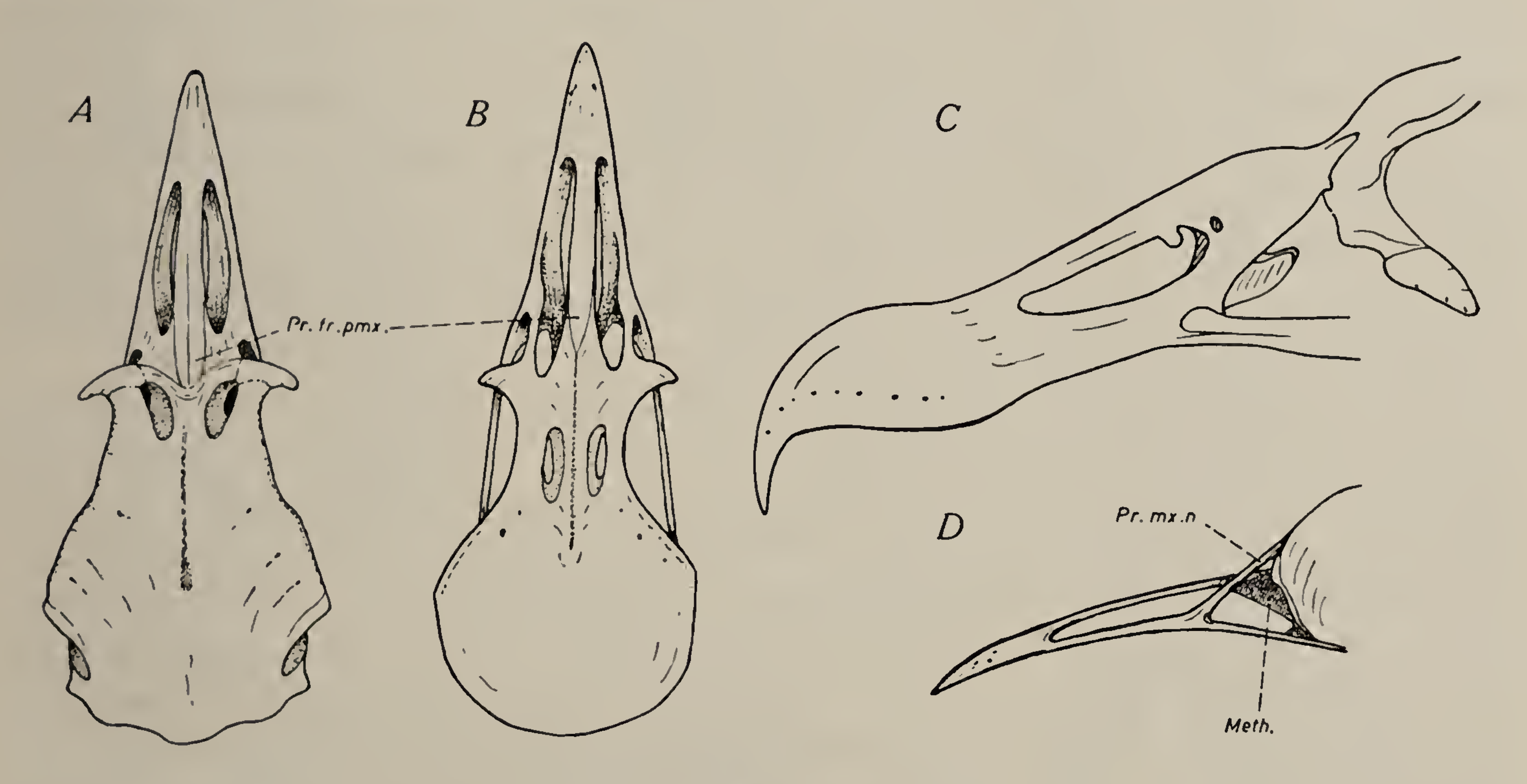


Abbildung 4. Typische und atypische Holorhinie.
A: Burhinus oedicnemus, typische Holorhinie. – *B: Cursorius* sp., atypische Holorhinie; beachte das tiefe Ausgreifen der Nasenlöcher nach hinten. – *C: Vultur* (*Sarcoramphus*), typische Holorhinie von lateral. – *D: Cursorius* sp., von lateral; beachte das Vorgreifen des Mesethmoids und die Form der Nasenschlitze. – Originale.
Meth. Mesethmoid; *Pr.fr.pmx.* Processus frontalis praemaxillaris; *Pr.mx.n.* Processus maxillaris nasalis.

wird. Den Zusammenhang beider Segmente bildet die Schnabelbasis, die vom Nasale, Maxillare, Processus frontalis des Praemaxillare und vom rostralen Teil des Palatinums zusammengesetzt wird. Die Schnabelbasis lässt zwei längst bekannte und systematisch verwertete anatomische Typen erkennen, deren funktionelle Bedeutung durch v. Kripp, Marinelli und Moller herausgestellt wurde. Es handelt sich hierbei um die Form und das Ausgreifen der Nasenöffnungen nach frontal.

Beim *holorhinen Oberkiefer* (Abb. 4) wird die Nasenöffnung am Skelett von dem hinten runden, niemals schlitzartigen Einschnitt des Nasale umfasst. Die Processus praemaxillares des Nasale sind breit und verbinden sich syndesmotisch, vielfach auch synostotisch mit den Processus frontales des Zwischenkiefers und bilden einen breiten Oberschnabelfirst. Der Processus maxillaris des Nasale, der die hintere und untere Umrahmung des Nasenloches bildet, verbindet sich starr mit dem Maxillare. Nasale und Maxillare setzen jederseits einen in sich festen Bogen zusammen, der die Oberschnabelbasis bildet und

durch den Körper der verschmolzenen Praemaxillaria an der Kieferspitze mit dem der Gegenseite zusammengefasst ist. *Der Oberkiefer ist damit in sich starr und nur als Ganzes beweglich.*

Beim *schizorhinen Oberkiefer* sind die Nasenlöcher hinten schlitzartig verlängert, im typischen Fall so weit, dass sie die Enden der Frontalfortsätze der Praemaxillaria überragen (Abb. 5), während sie im atypischen Fall nicht so weit reichen (vgl. dazu Marinelli, 1936). Infolge der Tiefe der Nasenschlitze verliert der Maxillarfortsatz des Nasale, der mitunter zu einem dünnen Stab werden kann (Charadriidae und andere), seine knöcherne Verstrebung gegen den Prämaxillarfortsatz des Nasale und muss bei auftreffendem Druck schwingend nachgeben. Der schizorhine Oberkiefer ist demnach nicht als Ganzes in sich starr, sondern *seine Spangen sind im Bewegungsablauf verformbar*. Die Durchbiegung des Firstes erfolgt meist im apikalen Schnabeldrittel, also weiter vorne als die Maxillarspangen der Nasalia; in wenig durchdifferenzierten Fällen kann daneben auch eine Hebung an der Schnabelbasis in geringem Masse erfolgen (Lari, Grues usw.). Marinelli und v. Kripp erblicken mit Recht das Konstruktionsprinzip der Schizorhinie im Konturspangenschnabel, das der Holorhinie in der Vollkonstruktion.

Für das Folgende ist eine prinzipielle Unterscheidung wichtig: *Anatomisch* sind die beiden Oberkiefertypen ausreichend durch die hintere Umrahmung des Nasenloches gekennzeichnet, auch wenn nicht alle Formen definitionsgerecht einzureihen sind. Die Tiefe des Ausgreifens des Nasenloches nach hinten ist wegen der bestehenden Verschiedenheiten anatomisch weniger kennzeichnend. *Funktionell* kommt es aber auf letzteres an, denn der Maxillarfortsatz des Nasale kann nur dann schwingend nachgiebig werden, wenn das Nasenloch weit nach hinten ausgreift, weil er nur dann seine knöcherne Verstrebung gegen den Schnabelfirst verliert. Die Form der hinteren Umrahmung, spaltförmig oder rund, ist dabei gleichgültig. Die atypischen Formen sind in diesem Zusammenhang sehr aufschlussreich. Bei *Cursorius* (Abb. 4) sind die Nasenlöcher hinten gerundet, wären also bei strenger anatomischer Definition als holorhin zu bezeichnen. Da sie aber tief stirnwärts einschneiden, dabei die Enden der Stirnfortsätze der Praemaxillaria überragend, geben die Maxillarfortsätze dem auftreffenden Druck schwingend nach. Der Oberkiefer ist also in sich verformbar und verhält sich funktionell wie ein typisch schizorhiner. Bei *Platalea*, ähnlich bei Ibissen (Abb. 5), die schon Garrod (1873) als atypische Formen bekannt waren, sind die Nasenlöcher nach hinten schlitzartig ausgezogen, aber nicht so tief, dass die Maxillarfortsätze der Nasalia nachgiebig würden (vgl. dazu S. 126). Anatomisch handelt es sich um eine atypische Schizorhinie, funktionell verhält sich der Oberkiefer aber wie ein typisch holorhiner. Lange, grazil gebaute, aber typisch holorhine Oberkiefer, deren Nasenlöcher im Verhältnis zum Schnabel etwas weit sind, aber nicht stirnwärts einschneiden, können ebenfalls geringe Verformbarkeit der Kiefer- und Firstspangen aufweisen (*Colymbus*, *Podiceps*, Abb. 5).

Wenn es richtig sein soll, dass der holorhine Oberkiefer als in sich starre Konstruktion aufzufassen ist, dann müssen auch seine weiteren Differenzierungen aus diesem Konstruktionsprinzip verstanden werden. Unter diesem Gesichtspunkt untersuchen wir die Beugungszone des Schnabels, die Veränderungen des knöchern umrahmten Nasenloches und die Kopfzierden.

Die *Beugungszone* des Oberschnabels ist das Gebiet des Firstes, in dem dieser durch-

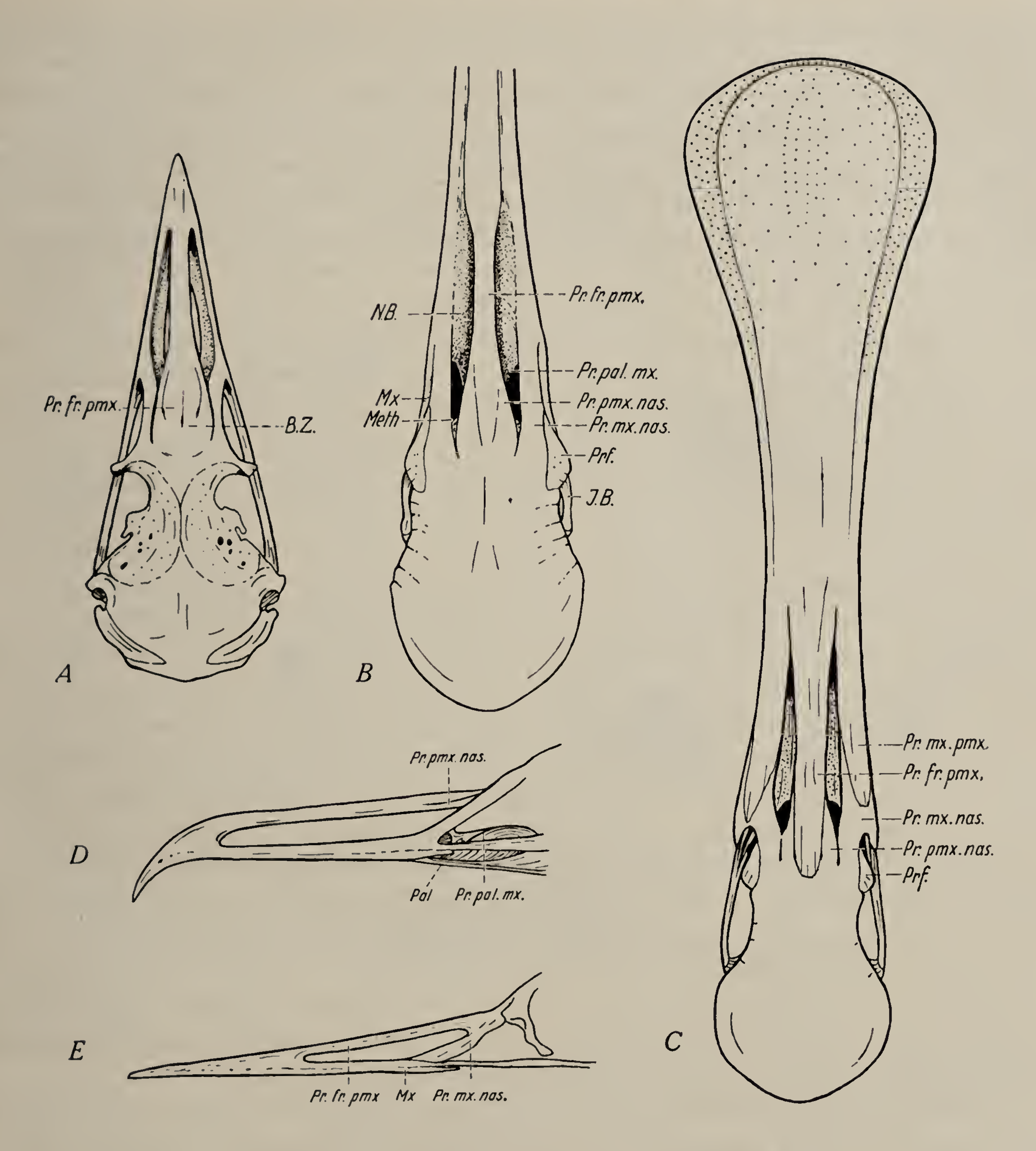


Abbildung 5. Typische und atypische Schizorhinie.

A: Larus argentatus, typische Schizorhinie, Beugungszone noch vorhanden; beachte die Form der Nasenschlitze. – *B: Guara rubra*, Grenzfall zwischen typischer und atypischer Schizorhinie (vgl. die Form der Nasenschlitze mit *A* und *C*). – *C: Platalea* sp., erwachsenes, aber noch junges Tier, daher Praemaxillare noch isoliert. Beachte die Form der Nasenschlitze und die Lage des Kaudalendes des Processus frontalis des Praemaxillare. Atypische Schizorhinie (vgl. mit Abb. 14). – *D: Larus marinus*, typisch schizorhiner Schnabel in Lateralansicht. – *E: Colymbus stellatus*, typisch holorhiner Schnabel mit langen Nasenlöchern und mässiger Nachgiebigkeit des Processus maxillaris des Nasale (vgl. mit Abb. 4*C*). – Originale.

B.Z. Beugungszone; *Meth* Mesethmoid, Pars horizontalis im Nasenschlitz sichtbar; *N.B.* Nasenboden, von Processus palatinus maxillaris gebildet; *Prf.* Praefrontale; *Pr. mx. pmx.* Processus maxillaris praemaxillaris; *Pr. pmx. nas.* Processus praemaxillaris nasalis. Übrige Bezeichnungen wie in vorigen Abbildungen.

gebogen werden kann. Bei holorhinen Schnäbeln muss diese in der Höhe der Fissura cranio-facialis liegen. Es ist bekannt, dass sich diese quer über den Schnabelfirst hinziehende, nur auf eng umschriebenem Gebiet auftretende Zone nicht an die Knochengrenzen hält, sondern die Knochenelemente quer unterteilt. Im einfachsten Falle ist die Beugungszone nur durch das Persistieren der mitunter auch erweiterten Knochennähte zwischen Praemaxillare und Frontalplatte des Nasale zu erkennen. Der Knochen biegt sich hier wie ein gewölbtes Blech; das funktionelle Problem, auf das wir hier nicht näher eingehen können, liegt darin, dass die Bewegungsebene senkrecht auf die Wölbung des Firstes steht. Vielfach kann man daher die Tendenz beobachten, die Basis des Firstes, über die die Beugungszone verläuft, abzuflachen, so dass die Wölbung wegfällt; dann wird der Oberkiefer in dieser Region wie ein Stück ebenen Bleches gebogen. Wenn der Knochen des Schnabelfirstes massiver wird oder wenn die Beweglichkeit ein besonderes Mass erreichen soll, dann wird die Beugungszone zu einer quer über den First verlaufenden Kerbe, in deren Tiefe der Knochen wegen des Ausfalles jeder Spongiosaeeinlagerung blattartig dünn wird. Solche Fälle sind zahlreich in allen Vogelordnungen. Im differenziertesten Fall, der bisher nur bei *Ara* (Moller, 1930) nachgewiesen ist, kommt es unter Bildung einer echten Diarthrose zur völligen Abgliederung des Oberkiefers. Die Gelenkflächen sind knorpelig überkleidet. In dieser hohen Differenzierung dürfte das Gelenk nicht bei allen Papageien auftreten, doch fehlen darüber Untersuchungen. Ontogenetisch dürfte es spät nach dem Schlüpfen auftreten (Lang, 1954; *Melopsittacus*). Die Histogenese dieses Gelenkes, das *innerhalb dermaler Knochenindividuen* entsteht, wäre ein vordringliches morphologisches Problem. Die Abgliederung des Oberschnabels vom Hirnschädel und seine gelenkige Führung an demselben, verbunden mit der Form des Gaumengleitlagers und des otikalen Quadratgelenkes (Hofer, 1945a) führt zu der enormen Exkursionsfähigkeit des Papageienschnabels, die bei grabenden Formen fast 90° erreichen kann. Ähnliche Differenzierungen, wie sie am Oberschnabelfirst zu beobachten waren, treten auch an den Verbindungsstellen zwischen Oberkiefer und Jochbogen bzw. Palatinum auf. Bei *Ara* fand Moller (1930) auch hier Diarthrosen.

Der Prozess der zunehmenden, bis zur echten Gelenkbildung führenden Abgliederung des Oberkiefers vom Hirnschädel ist nur bei holorhinen Schnäbeln möglich, die als Vollkonstruktion in einer eng begrenzten Beugungszone bewegt werden.

Im Zusammenhang mit der starren Konstruktionsweise des typisch holorhinen Schnabels sind auch die Veränderungen der knöchernen Umrahmung des Nasenloches zu verstehen. Die äussere Nasenöffnung wird lateral durch ein derb-bindegewebiges Operkulum so verdeckt, dass die weichteilig umrahmte Nasenöffnung kleiner ist als die des Skelettschädels. Das ist sowohl bei holo- als auch bei schizorhinen Schnäbeln der Fall, aber *nur* beim typisch holorhinen, also starren Schnabel, bei dem First- und Kieferspangen gegeneinander unbeweglich sind, kann das Operkulum ossifiziert werden, so dass schliesslich die weichteilige Nasenöffnung derjenigen des Skelettschädels weitgehend entspricht. Diese zur Stenose des Nasenloches führende Umbildung findet sich bei den Accipitres.

Im Ausgangszustand (Abb. 6, *Aquila chrysaëtos*, *Gypaëtus*, *Neophron*, *Sagittarius* und andere) ist das typisch holorhine Nasenloch breit offen. Das Operkulum zeigt keine Ossifikation. Diese beginnt am freien Rande desselben und bildet eine das Nasenloch

des Skelettschädels überspannende Knochenbrücke. Diese trennt die vorne liegende äussere Nasenöffnung von einer hinten liegenden Öffnung, die im Leben vom Rest des fibrösen Operkulums überspannt ist. Die Form des weichteilig umrahmten Nasenloches entspricht weitgehend derjenigen des Skelettschädels. Tiefe Einkerbungen zeigen den Rand an, wo das Operculum osseum mit dem Schnabelskelett verwuchs. Das nächstfolgende Stadium unterscheidet sich nur graduell durch eine Zunahme der Verknöche rung im Operkulum (Abb. 6). Bei *Gyps* und *Aegypius* ist das Operkulum fast völlig

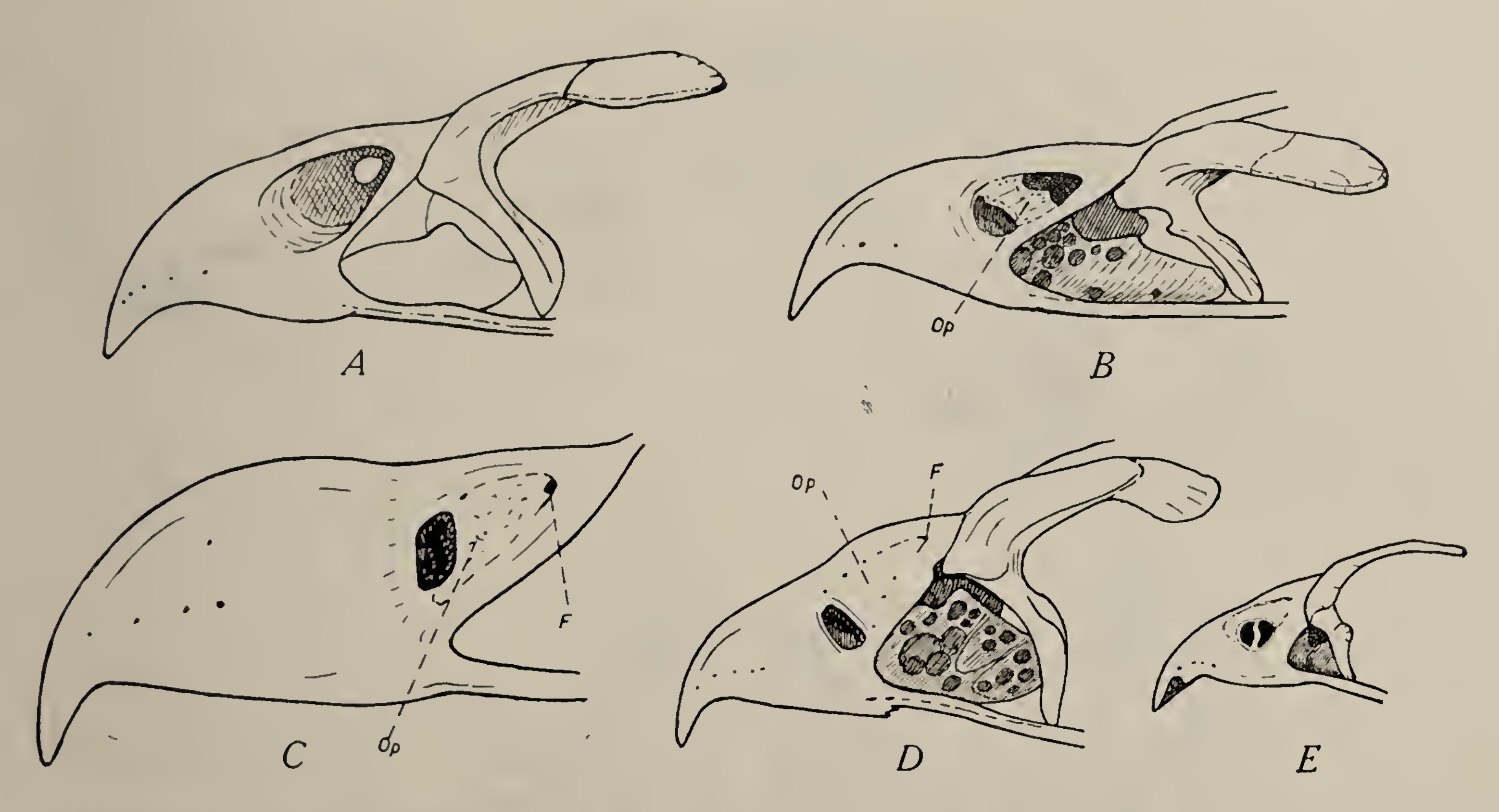


Abbildung 6. Stenose des äusseren Nasenloches bei den Accipitres. Erklärung im Text S. 116.
A: Aquila chrysaëtos. – B: Circaëtus gallicus. – C: Aegypius (*Vultur*) sp. – *D: Aquila clanga. – E: Falco peregrinus.* – Originale.
F Foramen, als Rest des ursprünglichen Nasenloches; *Op* Operculum osseum.

ossifiziert. Von der aboralen Öffnung sind nur einige Löcher stehengeblieben, deren Anordnung den Rand der ehemaligen Nasenöffnung anzeigt. Die äussere Nasenöffnung ist ein etwa querstehender Spalt geworden, der fast völlig dem häutigen Nasenloch entspricht. Prinzipiell denselben Zustand treffen wir bei *Aquila clanga* und *Terathopius* (*Helotarsus*) *ecaudatus*, nur scheint hier die Verschmelzung zwischen Schnabelskelett und Operculum osseum weitergediehen zu sein. Letzteres ist meist nach lateral etwas vorgewölbt. Die Stenose des Nasenloches ist in diesen Stadien schon erreicht. Bei *Falco*, *Polyborus* und anderen ist das stenosierte Nasenloch fast kreisrund geworden, während die aborale Öffnung mitunter durch ein etwas grösseres Loch angedeutet bleibt.

Die Ausbildung der Stenose des Nasenloches zeigt eine geschlossene Spezialisationsreihe, deren einzelne Stadien im Raubvogelsystem so verteilt sind, dass damit bewiesen wird, dass dieser Vorgang mehrfach und unabhängig einsetzte, denn die vorgeführten Gattungen stehen zueinander in keinem so engen Verwandtschaftsverhältnis, dass die Reihe als fortlaufende, geschlossene Entwicklungsreihe gedeutet werden könnte. Die Stenose des Nasenloches durch die Verknöcherung des Operkulums muss in ihren An-

fängen keine biologische Notwendigkeit sein, sondern ist vielleicht nur eine Möglichkeit, deren Verwirklichung in der beschriebenen Form nur beim holorhinen Schnabel erfolgen kann. Im Endzustand ist die Vollkonstruktion in maximalem Ausmasse erreicht. Die Frage, wie weit die Stenose des Nasenloches in Beziehung zur Funktion des Geruchsorganes steht, muss noch offenbleiben, ebenso, ob es auch in anderen Vogelordnungen mit typisch holorhinen Schnäbeln zu ähnlichen Prozessen kommt. Vielleicht ist es bei manchen Anseres (*Cereopsis*) und Cuculiformes der Fall.

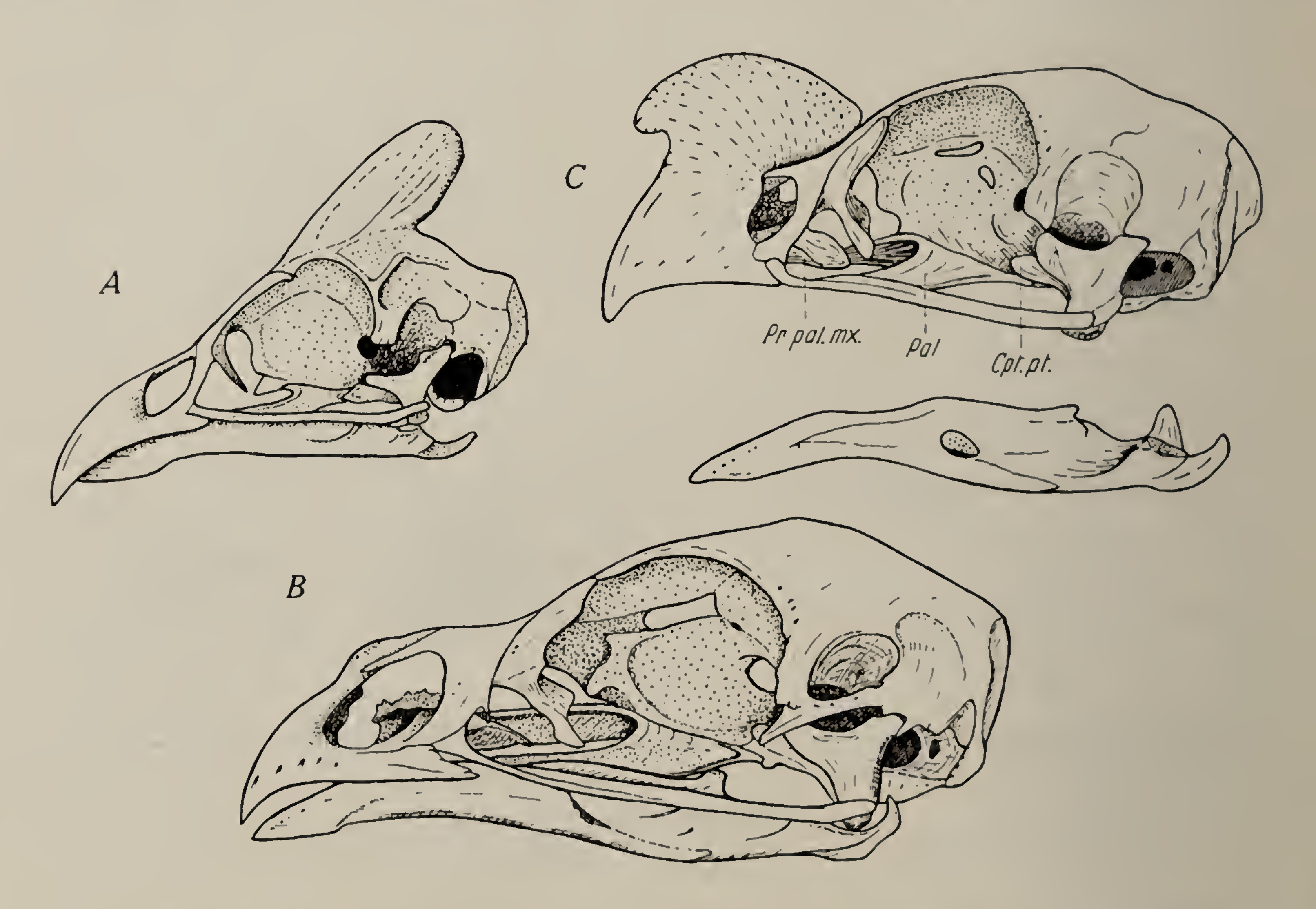


Abbildung 7. Knöcherne Kopfzierden bei Hühnervögeln.
A: Numida meleagris. – *B: Crax* sp. (♀?). – *C: Mitua mitu.* – Originale. Erklärung im Text.

Die vorgeführte Formenreihe zeigt die Entwicklung der Vollkonstruktion der Seitenwand des Oberkiefers; seit langem ist bekannt, dass auch der Boden des Oberschnabels knöchern verschlossen werden kann (Desmognathie). Dieser Zustand kommt aber nur bei typisch holorhinen und atypisch schizorhinen (Plegadidae, über die Störche vgl. S. 128) Schnäbeln vor und wird in verschiedenen Vogelordnungen auf verschiedenen Differenzierungswegen erreicht (vgl. die kritische Zusammenstellung bei Gadow, 1891). Desmognathie ist nur dann möglich, wenn die beiden Oberkieferäste ihre Stellung zueinander im Bewegungsablauf nicht verändern. Über die Ratiten und Crypturi vgl. S. 131.

Schliesslich sind die knöchernen Kopfzierden in ihren Beziehungen zu der holorhinen Konstruktionsform des Oberschnabels zu erwähnen. Wenn der Oberschnabel in sich starr in einer umschriebenen, frontalen Beugungszone gegen den Hirnschädel bewegt wird, dann können solche Zierden entweder am Oberschnabel oder am Hirnschädel

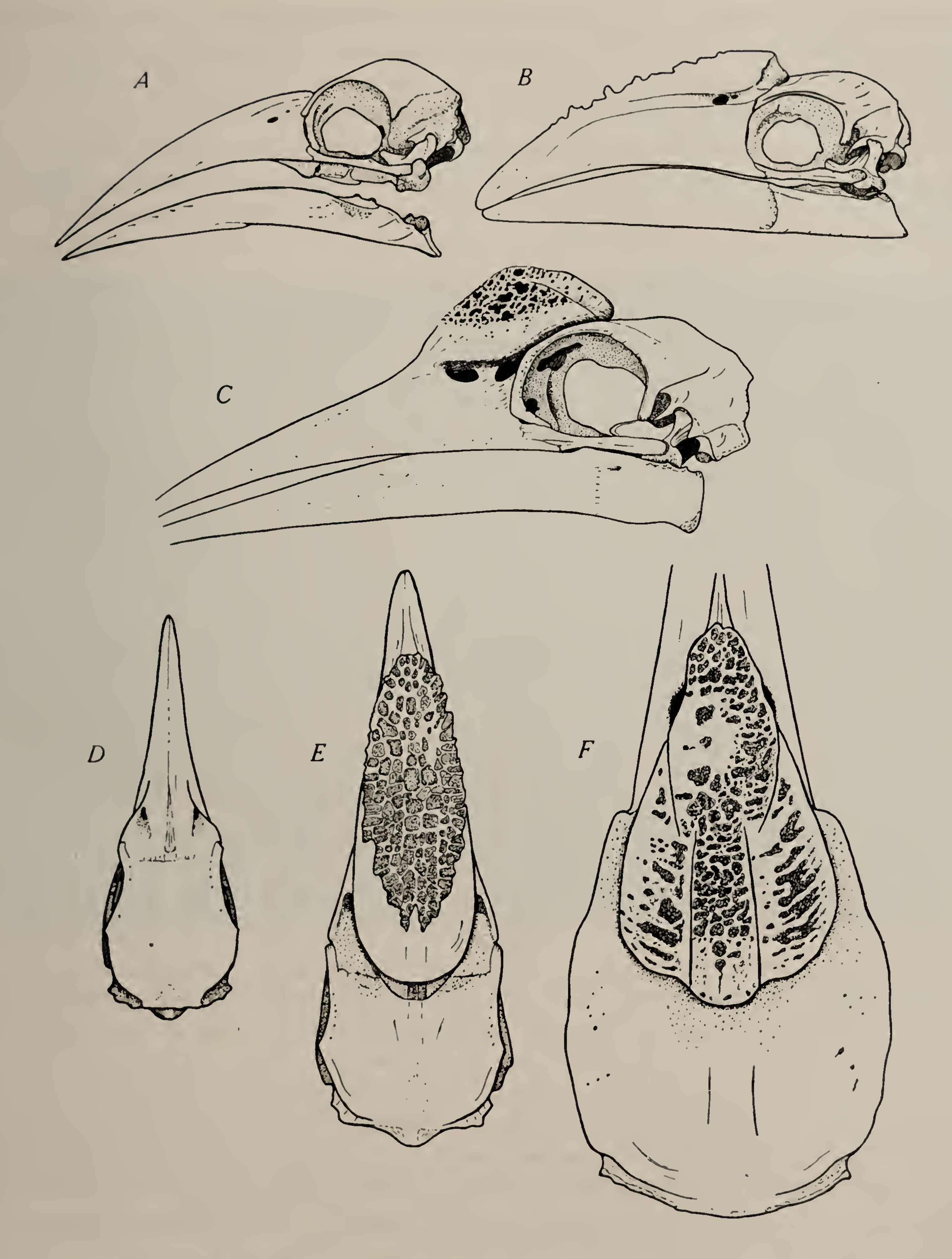


Abbildung 8. Knöcherne Kopfzierden der *Bucerotidae*. Erklärung im Text, S. 120.
A: Tockus sp. – *B:* «*Buceros* sp.» – *C: Bucorvus abyssinicus* in Lateralansichten. – *D: Tockus* sp. – *E:* «*Buceros* sp.» – *F: Bucorvus abyssinicus* in Parietalansichten. – Originale.

auftreten, doch müssen sie immer die Beugungszone frei lassen, weil sonst die Bewegungen gesperrt würden. Greifen sie dennoch über die Beugungszone hinweg, dann müssen Sonderdifferenzierungen auftreten, wenn die Beweglichkeit erhalten bleiben soll. Sämtliche Möglichkeiten werden innerhalb enger Stämme verwirklicht.

In der formenreichen Ordnung der Hühnervögel zeigt *Numida meleagris* (Abb. 7) die Kopfzierde auf dem Scheitel, *Mitua mitu* auf dem Oberschnabel bis zur Beugungszone reichend. *Crax* zeigt den Beginn der Differenzierung einer solchen Zierde auf dem verschmolzenen Processus facialis des Praemaxillare. In allen Fällen bleibt die Beugungszone frei, so dass die mässig ausgiebigen Oberschnabelbewegungen der Hühnervögel nicht gehemmt sind. Bei Anseres, die alle sehr ausgeprägte innere Schädelbewegungen aufweisen, die das «Gründeln» ermöglichen, lassen die Kopfzierden ebenfalls immer die vielfach als Fissur erscheinende Beugungszone frei.

Bei den hochkinetischen Bucerotidae (Starck, 1940) kann die knöcherne Schnabelzierde auf das Schädeldach übergreifen, ohne die Beweglichkeit des Oberkiefers zu sperren. Die Spezialisationsreihe beginnt mit *Tockus* (Abb. 8), der noch keine Kopfzierde hat; die Beugungszone ist als feiner Spalt eben erkennbar. Bei dem folgenden Differenzierungsstadium[1], das bei verschiedenen Gattungen innerhalb der formenreichen Ordnung auftritt, ist die Kopfzierde bis an die Beugungslinie herangerückt, übergreift sie aber nicht, so dass sie von parietal gut sichtbar bleibt. Der Knochen der Zierde zeigt sehr lockere Spongiosa, die teilweise von einer sehr dünnen äusseren Lamina überdeckt ist, teilweise bei Ablösung des Hornüberzuges ausbrach. *Bucorvus* (*Tmetoceros*) besitzt eine umfangreiche Kopfzierde, die vom Oberschnabel auf den Scheitel übergegriffen hat; der Oberkiefer blieb stark beweglich, wie aus der Form des Gaumengleitlagers und der Abgliederung der Jochbogen am Maxillare ersichtlich ist. Um die Verhältnisse zwischen Kopfzierde und Scheitel näher zu untersuchen, wurde bei einem Bucerotiden der gleichen Differenzierungsstufe der Oberkiefer samt Kopfzierde vom Hirnschädel abgenommen und an einem Feuchtpräparat von *Anthracoceros convexus* ein Medianschnitt angefertigt, der von Starck und mir untersucht wurde. Der Hirnschädel (Abb. 10) besitzt eine ausgedehnte antorbitale Knochenwand, die die hintere Begrenzung der Fissura cranio-facialis darstellt. Das Mesethmoid bildet eine deutliche mediane Knochenkante. Die beiden nach lateral ziehenden Grenzleisten entsprechen der dünnen Knochenbrücke, die den Oberschnabel mit dem Hirnschädel verbindet. In der Mitte findet sich ein unregelmässig gestaltetes, etwa dreieckiges Feld aufgebrochener, sehr weitmaschiger Spongiosa. In diesem Bereiche besteht eine direkte knöcherne Verbindung zwischen dem Schädeldach und der vom Oberkiefer ausgehenden Kopfzierde. Auch der Medianschnitt des Kopfes von *Anthracoceros* (Abb. 9) zeigt den direkten Übergang der Spongiosa der Kopfzierde in die des Schädeldaches. An einer Seite des Präparates sind Spuren einer Verlötungsnaht noch erkennbar. Die Wirkung dieser weit-

[1] Der im Augenblick mir vorliegende Schädel war als «*Buceros monoceros*» beschriftet. Eine Nachbestimmung konnte nicht vorgenommen werden, da sicher determiniertes Schädelmaterial zum Vergleiche zur Zeit nicht vorlag. In unserem Falle handelt es sich um das Prinzipielle des Vorganges bei der Ausbildung der Kopfzierden und ihren Beziehungen zur Kinetik, nicht um ein Geschehen an einer bestimmten Gattung und Spezies. Deshalb mag die Ungenauigkeit der Bestimmung in diesem einen Fall hingenommen werden.

maschigen, lockeren Spongiosa dürfte die eines elastisch federnden Schwammes sein, der sehr nachgiebig ist, aber Extrembewegungen abfängt. Die Kinetik ist nicht beeinträchtigt.

Die vorgeführten Formen zeigen einerseits, dass sich die Kopfzierden genau an die durch die Holorhinie und die Prokinetik gegebenen Bedingungen halten, andererseits zeigen sie in den Nashornvögeln eine dieses Prinzip durchbrechende Gruppe, die durch eine Sonderspezialisierung, in diesem Falle die aufgelockerte Spongiosa, die Kinetik



Abbildung 9. Medianschnitt durch den Kopf von *Anthracoceros convexus*, die kontinuierliche Spongiosa zwischen Schädeldach und Kopfzierde zeigend. Präparat von Prof. D. STARCK, Frankfurt am Main (vgl. Text, S. 120). Original.

bewahrt. Die Differenzierung im Bereiche der Beugungszone, die Stenose der äusseren Nasenöffnungen durch ein Operculum osseum und das Verhalten der Kopfzierden liessen klare Beziehungen zu dem in sich starren Konstruktionstypus des Oberkiefers, wie er bei typischer Holorhinie vorliegt, erkennen. Wenn dieses funktionelle Erklärungsprinzip richtig ist, dann muss es auch für den schizorhinen, in sich verformbaren Oberkiefertypus anwendbar sein.

Die typisch *schizorhine* Konstruktionsform des Oberschnabels ermöglicht infolge der Nachgiebigkeit der Maxillarspangen der Nasalia eine Verschiebung der First- und Kieferspangen gegeneinander im Bewegungsablauf, die an verschiedenen Stellen durchgebogen werden können, wobei die Firstspange mehr rostral gebogen wird. Bei den

Lari und anderen ist das noch nicht in dem ausgeprägten Masse der Fall wie bei den langschnäbeligen, differenzierteren Limicolae. Die Möglichkeit der weiter rostral erfolgenden Durchbiegung der Firstspange hat eine *doppelte Folge*, die den funktionellen Unterschied zum holorhinen, in sich starren Oberkiefer beleuchtet: 1. Eine eng umschriebene Beugungszone braucht nicht entwickelt zu werden, da der Oberkiefer an verschiedenen Stellen gebogen wird; 2. Damit ist auch die Teilung des Ethmoidalskelettes durch die Fissura cranio-facialis hinfällig, deren Sinn darin liegt, Bewegungen in einer begrenzten präorbitalen Beugungszone zu ermöglichen. Bei weiterer Differenzie-

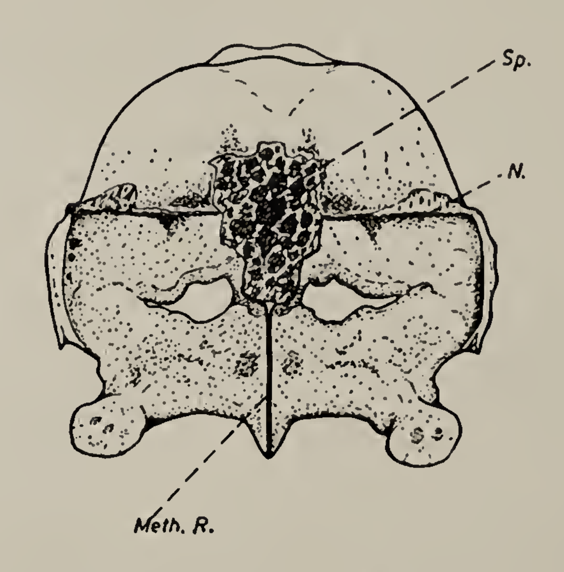


Abbildung 10. Rostralansicht des Hirnschädels von *Buceros* sp., Schnabel und Kopfzierde entfernt. Original.

Meth. R. Rostralkiel der Pars perpendicularis des Mesethmoids; *N.* Bruchstelle der die Beugungszone überbrückenden Platte des Nasale; *Sp.* weitmaschige, sehr lockere Spongiosa, die die Kopfzierde mit dem Hirnschädel verbindet.

rung der typisch schizorhinen Konstruktionsform des Schnabels sehen wir daher auch ein allmähliches Rostralrücken des Mesethmoids und des Keilbeinrostrums und schliesslich die Vereinigung der ethmoidalen und mesethmoidalen Abschnitte des Nasenskelettes, die ein einheitliches Septum nasi bilden (Abb. 11). Vorstufen finden sich bei *Alca* (*Pinguinus*), *Balearica* und vielen andern, während den vollentwickelten Zustand des einheitlichen Septum nasi die Charadriidae (Abb. 11), Ratiten und Crypturi zeigen. Die beiden letzteren stellen einen Sonderfall dar.

Die Einheitlichkeit des Ethmoidalskelettes, das als starrer Kiel dem Oberschnabelfirst von unten angeschmolzen ist, vermehrt dessen Festigkeit und bewirkt, dass Schnabelfirst und Ethmoidalskelett starr mit dem Hirnschädel verbunden werden. Damit wird ein neuer kinetischer Typus ausgebildet, bei dem die Firstbiegung nicht an der Basis des Oberkiefers, sondern im apikalen Drittel erfolgt. Wir haben diesen Zustand, der eine Weiterbildung der Prokinetik ist, rhynchokinetisch genannt (Hofer, 1945a, 1948, S. 213; vgl. dazu Moller, 1930). Diesen kinetischen Zustand zeigt *Scolopax* in vollkommener Durchbildung (Marinelli, 1928).

Die Entwicklung der Rhynchokinetik und die Ausbildung eines einheitlichen Nasenskelettes stehen also in Zusammenhang und sind beide von der typisch schizorhinen Konstruktionsform, bei der der Schnabel verformbar ist, verständlich. Wieder wenden

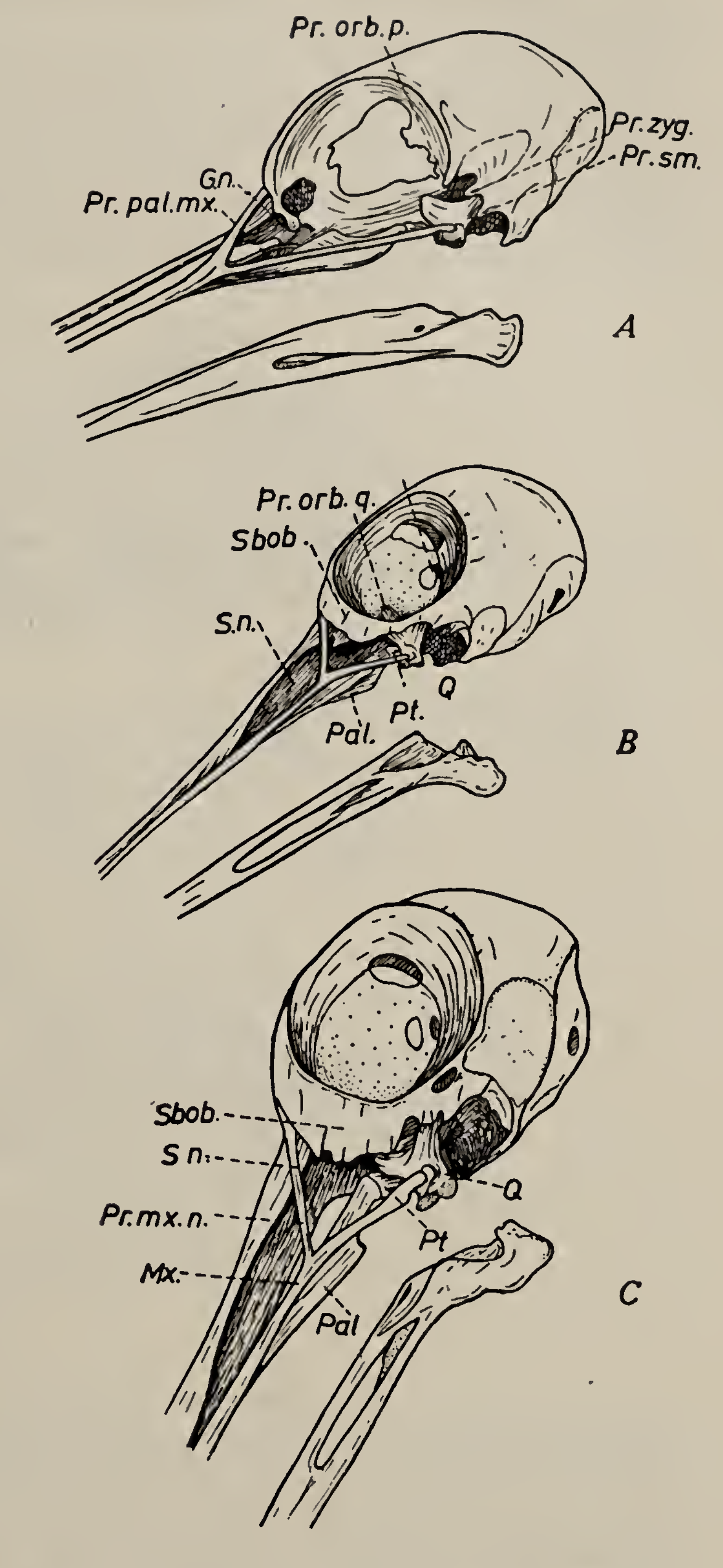


Abbildung 11. Zunehmende Ausbildung eines durchgehenden Septum nasi osseum unter Verlust der Fissura cranio-facialis bei typisch schizorhinen und rhynchokinetischen Schädeln der Charadriidae. *A: Himantopus himantopus*, Beginn der Rostralentwicklung des Nasenskelettes; Fissura craniofacialis noch vorhanden. – *B: Capella gallinago*, vorgeschrittener Zustand der Entwicklung des knöchernen Nasenskelettes. – *C: Scolopax rusticola*, proximaler Teil des Schnabelfirstes, Nasenskelett und Hirnschädel sind starr miteinander verschmolzen. Beachte die dünnen, nachgiebigen Maxillarspangen der Nasalia. – Originale.
Pr. orb. p. Processus orbitalis posterior («Postorbitalfortsatz»); *Sbob.* Suborbitalring.

wir uns den Kopfzierden zu, die auch hier in funktionell verständlicher Anordnung auftreten. Wenn der Schnabel in sich verformbar ist, dann können solche Zierden nur am Hirnschädel oder an der Schnabelspitze auftreten, wenn sie an dessen Basis noch so viel Raum lassen, dass die typischen Verformungen eintreten können. Auf den Oberschnabelfirst kann die Kopfzierde *nur dann* übergreifen, wenn durch die Verschmelzung des Ethmoidalskelettes und des proximalen Teiles des Firstes nur mehr rhynchokinetische Bewegungen möglich sind. Wieder sind alle drei Möglichkeiten verwirklicht.

Bei *Balearica* (Abb. 12) ist der Schnabel schizorhin; die Nasenschlitze überragen nach hinten etwas die Enden der Praemaxillaria, und der Maxillarfortsatz des Nasale bleibt lateral der Kopfzierde frei und steigt über die Höhe des Schnabelfirstes empor, sich erst über ihm mit dem Knochen des Scheitelhelmes vereinigend. In letzterem ist die Stirnplatte des Nasale aufgegangen. Der Oberschnabel ist verformbar, wie es der typischen

Schizorhinie entspricht. Der Vorderrand der Scheitelzierde schiebt sich etwas zwischen die Maxillarspangen des Nasale nach rostral, greift aber nicht auf den Schnabelfirst über[1].

An der Schnabelspitze treten bei den Alken Zierden auf, die auf einer klobigen knöchernen Unterlage ruhen, die von den verschmolzenen Körpern der Praemaxillaria gebildet wird. Beim Papageitaucher ist dies noch ausgesprochener als bei dem hier gezeigten Riesenalk (Abb. 12). Die typisch schizorhin konstruierte Schnabelbasis wirkt im

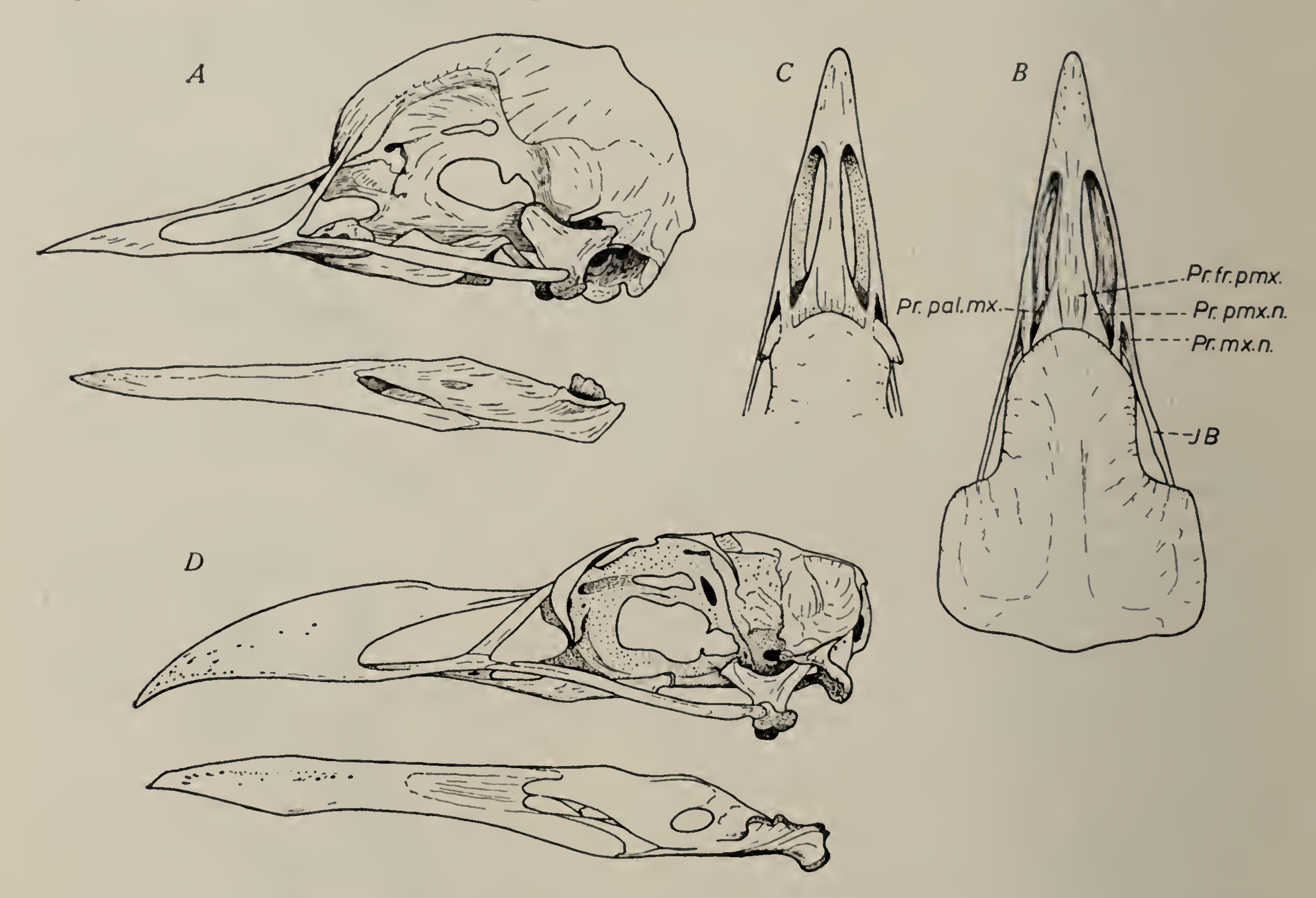


Abbildung 12. Kopfzierden bei typisch schizorhinen Formen.
A: Balearica pavonina von lateral. – *B:* dasselbe Individuum von dorsal. – *C:* dieselbe Gattung, aber anderes Individuum, Schnabel von dorsal. Vgl. die Form der Nasenschlitze mit *B*, dazu Text S. 123 f. Die Kopfzierden liegen auf dem Scheitel, der Schnabel bleibt verformbar. Bei *C* keine typische Schizorhinie, aber sekundärer Zustand. – *D: Pinguinus (Alca) impennis.* Die Kopfzierde beschränkt sich auf die Schnabelspitze, der Schnabel bleibt verformbar. Beachte das etwas vorgreifende Mesethmoid. Original im Zoologischen Institut der Universität zu Wien. Pterygoid fehlend.

Gegensatz zu der scharf abgesetzten, klobigen Schnabelspitze grazil und ist in sich verformbar. Ein weiteres Zurückgreifen des massigen Apikalteiles des Oberkiefers würde den Ablauf der Bewegungen unter gleichzeitiger Verformung der basalen Spangen unmöglich machen. Bei den Alken ist damit der oben theoretisch erwogene Fall

[1] Wegen der Variabilität können diese Verhältnisse nicht ohne umfangreicheres Material beurteilt werden. Unter den mir vorliegenden Schädeln befand sich auch einer, bei dem die Nasenschlitze nicht so weit nach hinten reichten wie bei dem abgebildeten Stück, das der Beschreibung zugrunde lag. Der Schnabel blieb dennoch in sich verformbar.

verwirklicht, bei dem die Zierde an der Schnabelspitze auftritt, den Basalteil der First- und Kieferspangen aber frei lässt.

Eine vom Scheitel auf den Schnabelfirst übergreifende Kopfzierde finden wir bei *Casuarius* (Abb. 13). Dieser ist, wie alle Ratiten und Crypturi, rhynchokinetisch; auf den Oberschnabel dieser Formen kommen wir noch zurück (S. 130). Die Stirnfortsätze der Praemaxillaria sind verschmolzen, bleiben aber durch deutliche Naht von den Processus

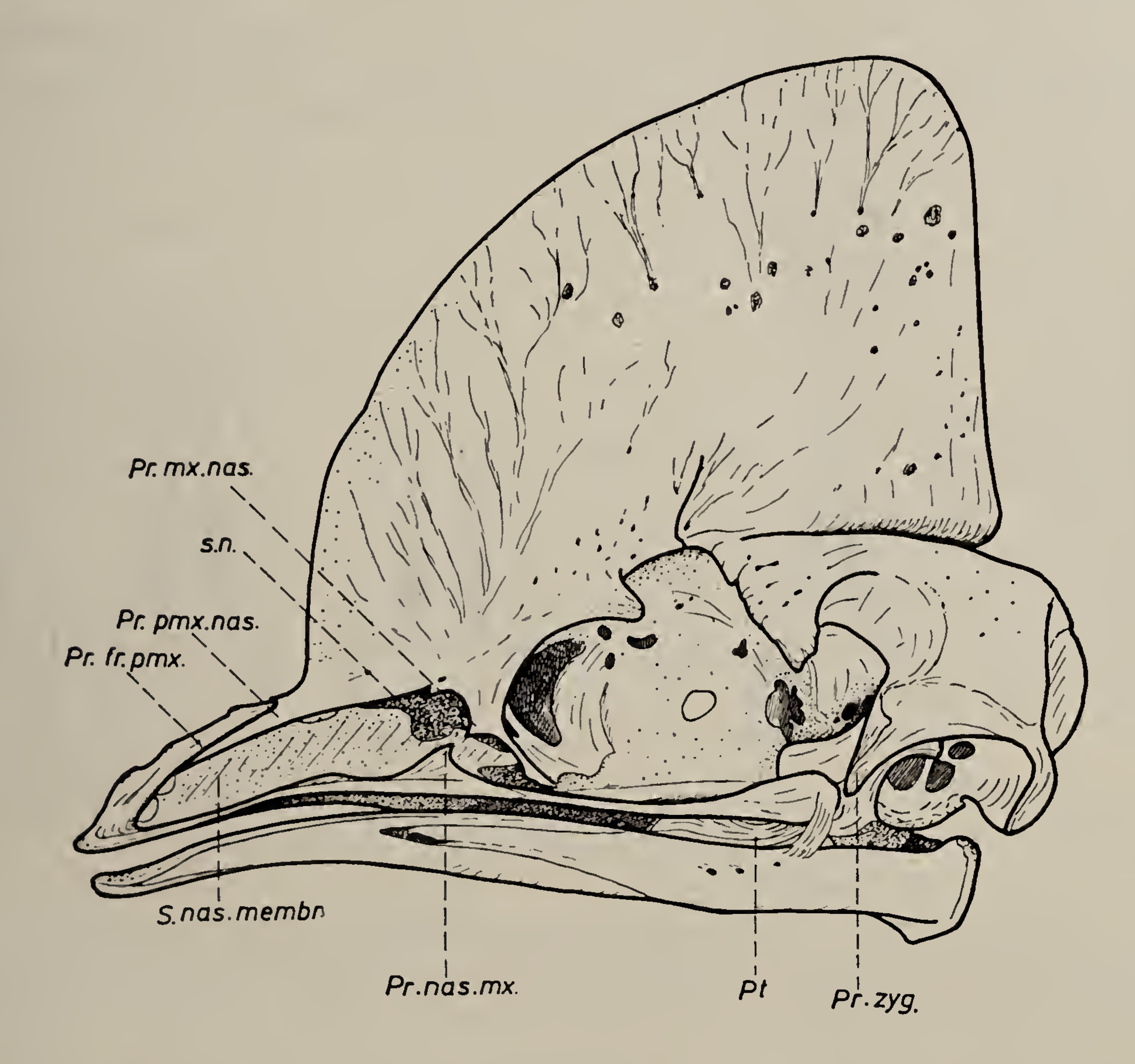


Abbildung 13. *Casuarius* sp. ♀. Die Kopfzierde greift auf den Proximalteil des Schnabelfirstes über. Rhynchokinetik passiv erhalten.
S. nas. membr. Membranöses Septum nasi.

praemaxillares der Nasalia geschieden; diese Naht ist nachgiebig. Die Nasalia gehen in die helmartige, stark pneumatisierte Kopfzierde über, die somit die Schnabelbasis überwölbt und in sich einbezieht. Der Maxillarfortsatz des Nasale ist ein kurzer Knochenzipfel, der den Nasalfortsatz des Maxillare, wie bei allen Ratiten, nicht mehr erreicht; zwischen beiden besteht noch eine Bandverbindung. Durch diese Unterbrechung ist die Maxillarspange nachgiebig geworden, während der Schnabelfirst durch die auf ihn übergreifende Kopfzierde starr wurde; das Praemaxillare allein ist noch *passiv* beweglich (Hofer, 1948, S. 238). Der Entwicklungsvorgang dürfte wohl so verlaufen sein, dass durch die bei allen Ratiten bestehende Rhynchokinetik, die im Einklang mit dem völlig einheitlich ossifizierten Nasenskelett steht, die Voraussetzung zum Übergreifen der Kopfzierde auf den starren Schnabelfirst gewesen ist.

Es kam darauf an, zu zeigen, dass auch beim in sich verformbaren Oberkiefer die Kopfzierden sich an die Bedingungen halten, die durch die Kinetik geboten werden. Das geht aus den drei vorgeführten Zuständen einwandfrei hervor. Damit ist das funktionelle Erklärungsprinzip auch für den Ort des Auftretens der Kopfzierden am Schädel, deren biologische Bedeutung auf anderen Gebieten liegt als das der Kinetik, als anwendbar erwiesen.

Wir vertraten die Auffassung und suchten sie durch die angeführten Beispiele zu erhärten, dass der holorhine Oberkiefer als in sich starre Vollkonstruktion, der typisch schizorhine als in sich verformbare Konturspangenkonstruktion, die Möglichkeiten

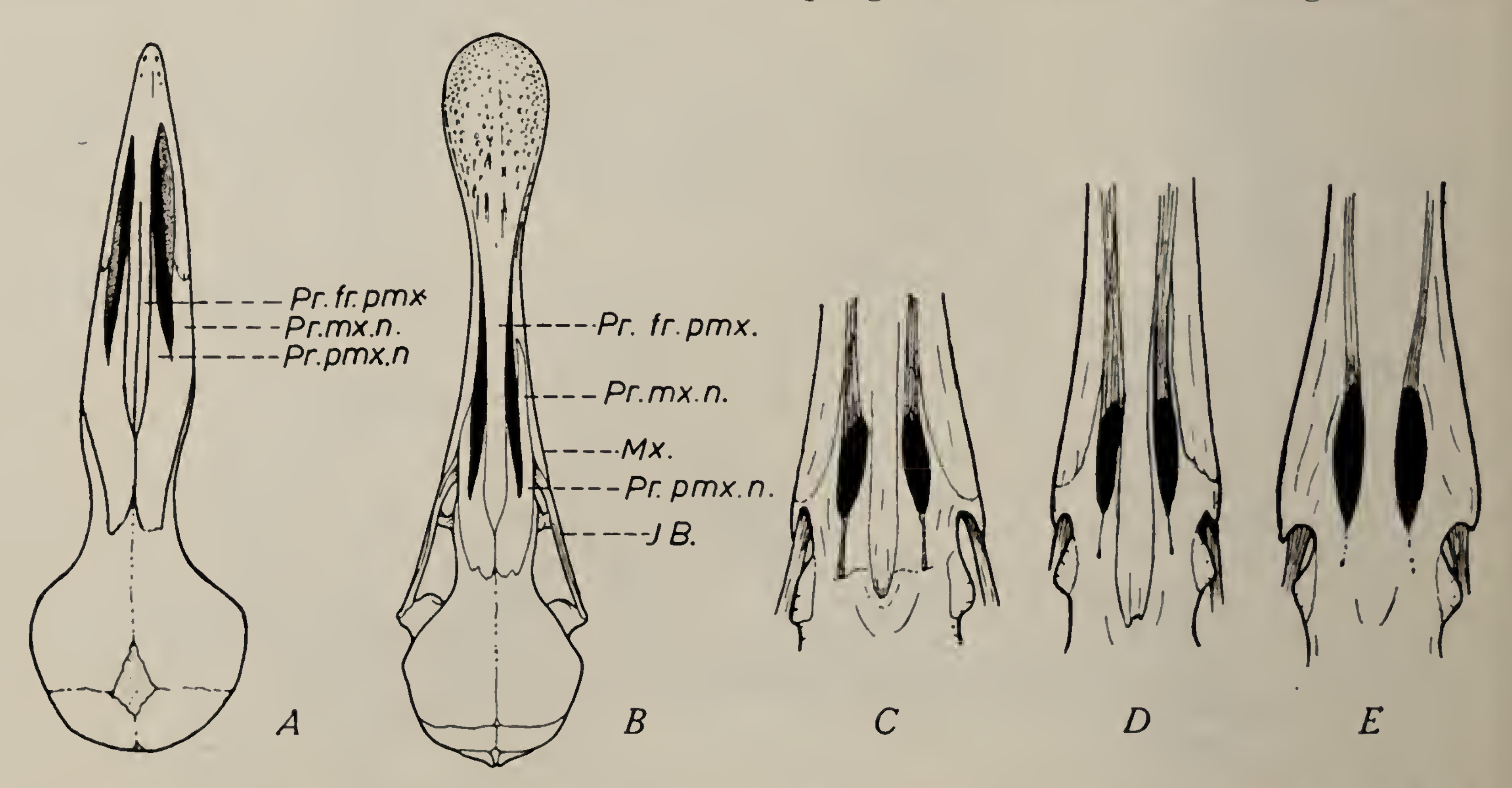


Abbildung 14. Atypische Schizorhinie bei *Sphenorhynchus* (*Abdimia*) pullus (*A*), *Platalea* sp. pull. (*B*) und erwachsenen *Platalea* sp. (*C*, *D*, *E*). Original zu *B* Sammlung Prof. D. Starck, Frankfurt am Main, *C* und *D* etwas jüngere Tiere. Vgl. dazu Abb. 5 und Abb. 15 (vgl. Text S. 126). – Originale.

weiterer Differenzierungen aus den konstruktiven Bedingungen des Ausgangszustandes schöpft. Wenn dies richtig ist, dann müssen atypische Zustände dieses Prinzip in doppelter Richtung durchbrechen: Die atypische Schizorhinie muss einerseits zur Vollkonstruktion, andererseits zur Verformbarkeit des Oberkiefers führen. Die atypische Holorhinie muss sich verhalten wie ein in sich verformbarer Schnabel.

Zunächst befassen wir uns mit atypisch schizorhinen Zuständen. Wenn die Nasenschlitze nicht so tief sind, dass durch sie die Maxillarfortsätze der Nasalia nachgiebig werden, dann ist der Oberkiefer in sich starr und muss den funktionell interpretierbaren Veränderungen unterliegen, die wir bei in sich starren (typisch holorhinen) Schnäbeln fanden.

Das klassische Beispiel der atypischen Schizorhinie sind die Plegadidae (Garrod, 1873). Der Pullus von *Platalea* (Abb. 14) zeigt die hinten geschlitzten Nasenlöcher, deren Enden von den Stirnfortsätzen der Praemaxillaria überragt werden, also nicht tief stirnwärts einschneiden. Im späteren Alter scheint noch eine von hinten nach rostral vordringende Verengerung der Nasenöffnung am Skelett einzusetzen, wie die Verhältnisse am erwachsenen Tier zeigen (Abb. 5, 14). Die Nasenlöcher laufen hinten in Ein-

schnitte aus, die ganz oder teilweise knöchern überbrückt sein können, so dass von ihnen nur eine äussere Rille im Knochen und ein terminalständiges Foramen übrigbleibt. Die abgebildeten Individuen zeigen die Variabilität der Länge der Nasenschlitze in Beziehung zum Hinterende des Processus frontalis des Praemaxillare (vgl. hierzu MARINELLI, 1936, S. 831). Der Oberkiefer ist nicht in sich verformbar, sondern wird aus der nicht deutlich differenzierten frontalen Beugungszone heraus bewegt. Über die gleichzeitig bestehende Desmognathie vgl. Seite 128.

Von Ibissen, die sehr verschiedene Zustände aufweisen, lag mir kein ausreichendes Material vor, so dass sie nicht abschliessend beurteilt werden können. Bei *Guara* sind die Nasenschlitze tiefer stirnwärts ausgezogen als bei *Platalea*. Die Firstspange des Schnabels ist in der Länge des Nasenloches sehr dünn (Abb. 5) und wird apikal derselben breiter und stärker. Sie vereinigt sich in sehr lockerer Syndesmose mit den viel mächtigeren Maxillarspangen rostral der Nasenlöcher. Dies wechselt jedoch bei verschiedenen Gattungen. Die Kieferäste sind miteinander desmognath verbunden. Soweit das vorliegende Material zeigt, ist bei *Guara* der Oberkiefer in sich starr und daher aus einer wenig differenzierten Beugungszone heraus beweglich. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass bei anderen Gattungen, insbesondere kleineren Formen, der Oberkiefer unter Nachgiebigkeit der Maxillarfortsätze des Nasale beweglich ist, also gering in sich verformbar wird. Die bei den Plegadiden bestehende Desmognathie muss den Bewegungsablauf nicht hindern, wenn er nicht besondere Ausmasse annimmt, denn durch sie werden zwar die Maxillen untereinander starr verbunden, nicht aber mit dem Schnabelfirst; eine Verformbarkeit kann also trotzdem bestehenbleiben.

Die Plegadidae zeigen aus der atypischen Schizorhinie zwei Differenzierungswege, deren einer zum vollkonstruierten Oberkiefer führt, während der andere mehr den Typus des Konturspangenschnabels annimmt. Bei manchen Störchen besteht im juvenilen Zustand atypische Schizorhinie (Abb. 14), die in einen massiv-vollkonstruierten Schnabel bei erwachsenen Tieren übergeht. Abgesehen von den verschiedenen Proportionen und der Form des Vorderschnabels ist der Pullus von *Sphenorhynchus* (*Abdimia*) dem von *Platalea* auffallend ähnlich. Die hinten geschlitzten Nasenlöcher werden erheblich von den Enden der Stirnfortsätze der Praemaxillaria überragt. Ein etwas älteres Tier von *Ciconia ciconia* (Abb. 15) zeigt einen schon etwas weiter fortgeschrittenen Zustand, der vermuten lässt, dass der Pullus eine ähnliche Nasenlochform aufwies wie bei *Sphenorhynchus*. Die Nasenlöcher des Jungtieres von *Ciconia* sind lang und schmal; sie reichen erheblich weiter nach rostral als beim erwachsenen Tier und laufen hinten in einen schmalen Schlitz aus, der aber nicht bis in die Frontalregion reicht, sondern mit einem scharf abgesetzten Einschnitt endet[1].

Im Laufe der weiteren Entwicklung erfolgt eine Verengerung des Nasenloches, sowohl von apikal her als auch von hinten ausgehend. Die Seitenwand des Schnabels des

[1] Sicher erfolgen auch beim Jungtier schon Bewegungen zwischen den Schädelsegmenten, wenn auch wohl überwiegend passiv, wie beim Würgen grosser Futterbrocken. Dabei könnte der Oberschnabel an der Basis bewegt werden, wobei eine aktive Komponente mitspielen dürfte. Ausserdem dürfte das noch sehr locker mit den benachbarten Elementen verbundene Praemaxillare passiv aufgebogen werden, wobei gleichzeitig eine Biegung des noch weit isolierten dünnen Schnabelfirstes erfolgen könnte. Über die inneren Schädelbewegungen juveniler Tiere sind wir noch völlig ungenügend unterrichtet.

erwachsenen Tieres zeigt von der Spitze bis zum Vorderrand des manchmal unregelmässig gestalteten Nasenloches keine Spur mehr von dessen einstiger Ausdehnung. Am Hinterende der Nasenöffnung, der Lage und Anordnung nach dem ehemaligen Schlitz entsprechend, treten Durchbrechungen auf. Erst dahinter findet sich die typische prokinetische Beugungszone, die das für sie kennzeichnende anatomische Bild bietet. Dasselbe findet man auch bei *Ciconia nigra*. Gleichzeitig mit dem fortschreitenden knöchernen Verschluss des Nasenloches erfolgt auch die Ausbildung der kompletten Desmognathie.

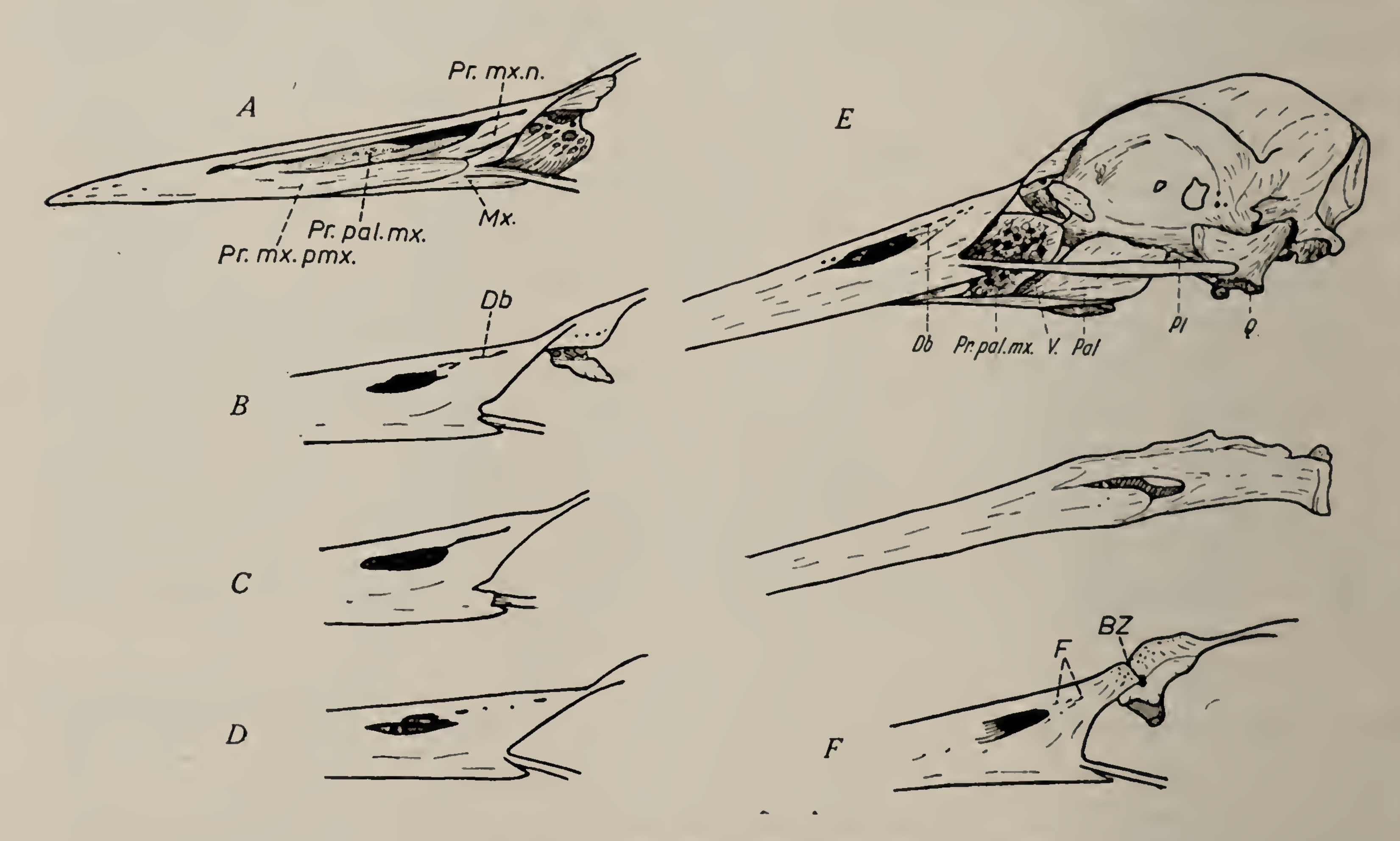


Abbildung 15. Atypische Schizorhinie bei Störchen.
A: Ciconia ciconia, sehr junges Tier; beachte den Einschnitt am Hinterende des Nasenloches sowie den emporwachsenden Processus palatinus maxillaris. – *B–D: Ciconia ciconia*, erwachsene Tiere; beachte die dem Einschnitt entsprechenden Durchbrechungen am Hinterende des verengten Nasenloches. – *E: Ciconia nigra* adult, deutliche Durchbrechungen am Hinterrande des Nasenloches. – *F: Sphenorhynchus* adult (vgl. mit Pullus, Abb. 14). Durchbrechungen an typischer Stelle als Foramina. Sehr deutliche Beugungszone, wie bei holorhinen Schnäbeln. – Originale.
BZ Beugungszone; *Db* Durchbrechungen in der Seitenwand des Schnabels; *F* Foramen in der Seitenwand des Schnabels.

Erwachsene Tiere besitzen vollkonstruierte Schnäbel, die ontogenetisch aus einer atypischen Schizorhinie entwickelt wurden. Diese bot in der Kürze der Nasenschlitze schon die Bedingungen zur Herausbildung des holorhinen, in sich starren Oberkiefers.

Noch deutlicher als *Ciconia* lässt sich die ontogenetische Entwicklung dieses Schnabeltypus bei *Sphenorhynchus* (Abb. 14, 15) verfolgen. Erwachsene Stücke zeigen die holorhine Nasenlochform viel eindeutiger als die Schädel adulter Weißstörche. Hinter den Nasenlöchern treten einige Foramina auf, die die ursprüngliche Ausdehnung des Nasenloches anzeigen. Die Beugungszone ist eine tiefe Fissur, die eine durch Spongiosa bedingte Blähung des Knochens der Stirnregion und des Firstes scheidet (Abb. 15).

Dissoura episcopus ähnelt im erwachsenen Zustand sehr dem von *Ciconia*, so dass angenommen werden kann, dass auch bei ihm eine ontogenetisch vorausgehende atypische Schizorhinie bestand. Ähnlich ist auch der Schädel von *Leptoptilos crumeniferus* zu verstehen. Bei noch jugendlichen Tieren ist das Praemaxillare locker syndesmotisch mit den anliegenden Knochen verbunden, so dass es passiv Sonderbewegungen erfahren kann und am mazerierten Schädel mitunter abgezogen werden kann. Der Processus praemaxillaris und maxillaris des Nasale sind breite, gut umgrenzbare Spangen, die hinter dem Nasenloch und in deutlichem Abstand von ihm, in spitzem Winkel zusammentreffen (Abb. 16). Gestützt auf die schon besprochenen Formen können wir mit höchster Wahrscheinlichkeit annehmen, dass dieser Winkel dem ontogenetisch früheren Ende des Nasenloches entspricht, so dass auch diese Gattung ursprünglich atypisch

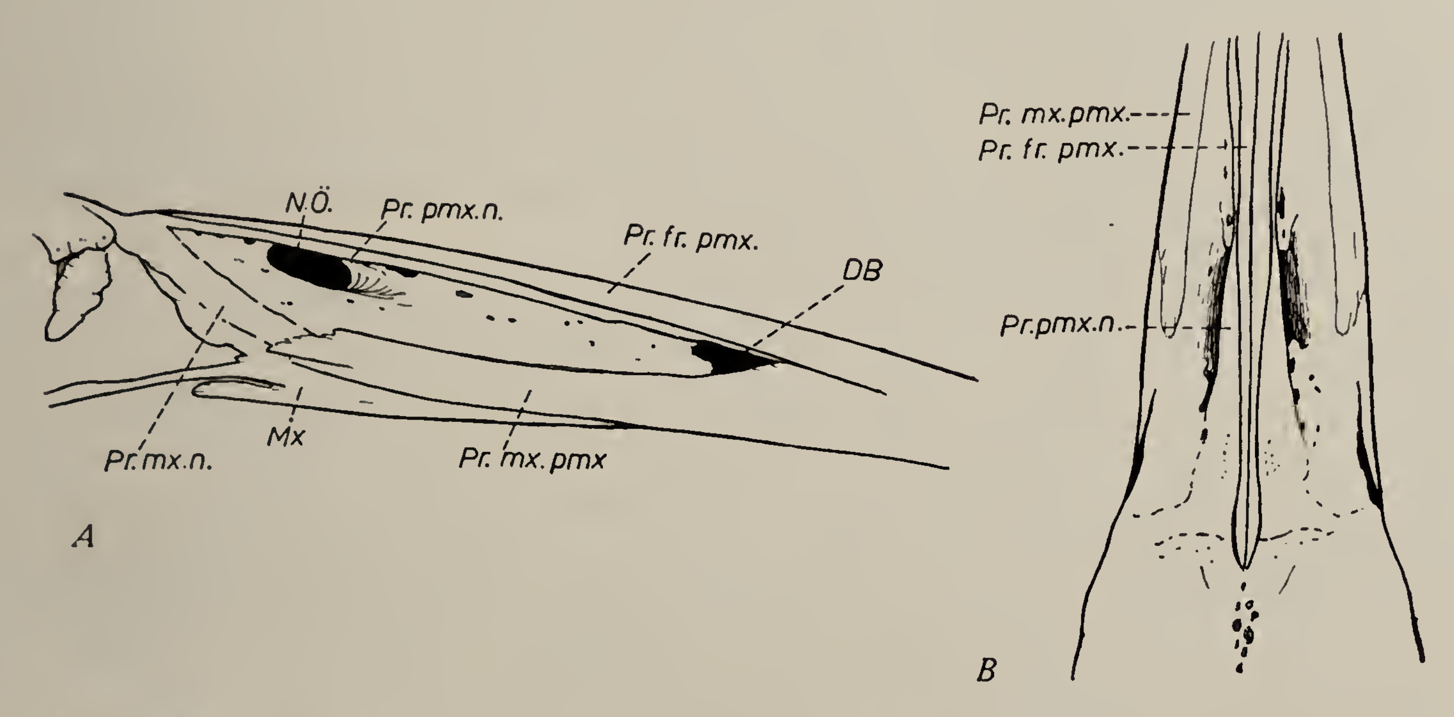


Abbildung 16. Schnabel von *Leptoptilos crumeniferus*, Jungtier (vgl. Text S. 129). Original. *A:* von lateral, *B:* von dorsal. *N.Ö.* äussere Nasenöffnung.

schizorhin war. Die beiden Fortsätze des Nasale sowie die Processus frontales und maxillares des Praemaxillare grenzen ein längliches, vorne und hinten spitz auslaufendes Feld der Seitenwand des Schnabels ab, das knöchern ausgefüllt ist. Die Oberflächenstruktur des Knochens in diesem Felde ist weniger glatt als die des Praemaxillare, Maxillare und Nasale; der Knochen ist stark pneumatisiert und zeigt zahlreiche pneumatische Foramina. Im Bereiche dieses Feldes findet sich hinten das längsovale, sehr kleine Nasenloch und vorne, im Winkel zwischen den beiden nach hinten gerichteten Fortsätzen des Praemaxillare eine unregelmässig gestaltete Öffnung, die als Rest der ontogenetisch früheren Apertura nasi gelten muss und mit dem definitiven Nasenloch nichts mehr zu tun hat. Der das ursprüngliche Nasenloch ausfüllende spongiöse Knochen ist wohl im wesentlichen der stark vergrösserte Processus palatinus der Maxilla, der immer an der Bildung des Nasenhöhlenbodens beteiligt ist und hier, da das Geruchsorgan dem Grössenwachstum des Schnabels nicht folgte, den «toten» Raum durch seine spongiöse Blähung ausfüllte. Schon das Jungtier von *Ciconia ciconia* zeigte eine ähnliche Entfaltung dieses Fortsatzes, so dass ich annehme, dass auch dort die Einengung des Cavum culminis und

der äusseren Nasenöffnung durch ihn erfolgte[1]. Auch bei *Leptoptilos* ist der Oberkiefer aus einer begrenzten, frontalen Beugungszone (Abb. 16) in sich starr beweglich. Bei voll erwachsenen Tieren ist von Knochennähten im Bereiche des Oberkiefers nichts erhalten; auch das beschriebene Feld, das der ursprünglichen Nasenöffnung entspricht, ist eben noch an der Oberflächenstruktur des Knochens und seiner Dichte erkennbar.

Bei der atypischen Holorhinie (*Cursorius*, Abb. 4) sind die Nasenlöcher hinten gerundet, reichen aber so tief in die Stirnregion hinein, dass der spangenartig dünne Maxillarfortsatz des Nasale nachgiebig wird. Damit wird der Oberkiefer in sich verformbar und verhält sich im Bewegungsablauf wie ein typisch schizorhiner. Daher reicht auch das Mesethmoid weiter nach rostral als bei typisch holorhinen Formen (Abb. 4), hierin dagegen typisch schizorhinen gleichend (Abb. 11). Wir müssen uns auf dieses Beispiel beschränken, denn das mir vorliegende Charadriidenmaterial ist zu klein, um angesichts der Formenmannigfaltigkeit dieser Gruppe etwas über die Abwandlungen der atypischen Holorhinie auszusagen. Insbesondere muss die Frage offenbleiben, die durch die abgewinkelte Form der Nasenlöcher bei *Cursorius* nahegelegt wird, ob diese Form atypischer Holorhinie aus einer typischen Schizorhinie durch Ausweitung der kaudalen Abschnitte der Nasenschlitze entstand.

Die Ratiten können am ehesten als atypisch holorhin bezeichnet werden, ausgenommen *Apteryx*; auch unter den atypischen Schnabelformen stellen sie einen Sonderfall dar. Bei allen, ausgenommen *Apteryx*, sind die Nasenlöcher am Skelettschädel hinten gerundet, falls ein Maxillarfortsatz des Nasale überhaupt noch angedeutet ist; in den meisten Fällen fehlt er. Niemals gewinnt er direkte knöcherne Verbindung mit dem Nasalfortsatz des Maxillare, der ebenfalls fehlen kann (*Struthio*, *Dromiceius*). Wenn beide Fortsätze entwickelt sind, ragen sie frei mit ihren Enden in das die Nasenlöcher seitlich bedeckende Bindegewebsblatt hinein. Am skelettierten Schädel steht demnach die Fenestra praeorbitalis in breiter Verbindung mit der sehr langen Nasenöffnung. Beim Kiwi laufen die Nasenlöcher hinten in einen stumpfen Schlitz aus, ähnlich wie bei manchen atypisch schizorhinen Formen, überragen aber die Frontalfortsätze der Praemaxillaria nicht nach hinten. Bei *Apteryx* erreichen die Maxillarfortsätze der Nasalia fast die Maxillen, verschmelzen aber mit ihnen nicht. Die Unterbrechung der lateralen knöchernen Verbindung zwischen Oberschnabelfirst und Kieferspange, die bei extrem schizorhinen Formen ebenso wie bei den Crypturi vorkommt, führt zwangsläufig zur Verformbarkeit des Oberschnabels, der damit dem kinetischen Typus zugehört, der bei extrem schizorhinen Formen gefunden wird[2].

Alle Ratiten sowie die Crypturi sind rhynchokinetisch, zum Teil in erheblichem Aus-

[1] Bei diesen Formen handelt es sich um einen etwas anderen Vorgang, als er oben bei den Accipitres beschrieben wurde. Bei diesen ging die Stenose des Nasenloches vom Operkulum aus, während hier ähnliches durch den Gaumenfortsatz des Maxillare bewirkt wurde. Bei den Accipitres ist ein Einfluss des Grössenverhältnisses zwischen Geruchsorgan und Schnabel nicht nachweisbar gewesen, während bei den Störchen hierin auch ein auslösender Faktor für die Volumszunahme des Gaumenfortsatzes des Maxillare liegen dürfte. Dass die Zunahme des Palatinfortsatzes des Oberkiefers zur vollständigen Desmognathie und Vollkonstruktion des Schnabels führt, die bei den stark belasteten Oberkiefern nur vorteilhaft sein kann, und dass darin *auch* ein auslösender Faktor liegen kann, ist klar.

[2] Über die Kinetik der Ratiten vgl. MARINELLI (1928), der eine Beobachtung von VERSLUYS an *Apteryx* erwähnt, sowie BÖHM (1930). Nach meinen Beobachtungen ist *Casuarius* nur passiv kinetisch.

masse, wobei die Jochbogenspange an der Naht zwischen Jugale und Processus jugalis des Maxillare durchgebogen werden muss und das Praemaxillare, in lockerster Nahtverbindung bleibend, gesonderter Bewegungen fähig ist. Das Septum nasi ist einheitlich und durchgehend ossifiziert und reicht, zusammen mit dem Rostrum des Keilbeines, bis fast zur Spitze der Processus praemaxillares des Nasale (*Rhea*). Das Munddach der Ratiten und Crypturi ist in verschiedensten Ausbildungszuständen paläognath[1], was funktionell einer Desmognathie entspricht, da die Maxillaria mit ihren Gaumenfortsätzen durch Vermittlung des auf dem Keilbeinrostrum schienenartig gleitenden Vomers miteinander in Verbindung stehen. Auch wenn die Syndesmosen zwischen den erwähnten Gaumenknochen noch bestehenbleiben, so ist durch diese doch eine wechselseitige Fixierung der Maxillaria gegeben. Der die Verbindung herstellende Vomer gewährt dem Gaumenskelett in Höhe der Maxillen, also des Kieferwinkels, Führung am Keilbeinrostrum, deren es wegen des Fortfalles der Maxillo-Nasalspangen gerade in dieser Region bedarf. Wenn die Maxillaria nicht auf diesem Wege eine Stütze erhielten, bestünde bei kräftigen Bissen bzw. bei passiv erzwungenen extremen Oberschnabelbewegungen die Gefahr des Durchbrechens der dünnen Maxillaria und anschliessenden Jochbogen. Dass es sich um eine Unterstützung der Oberkiefer nach medial handelt, beweist *Struthio* (Abb. 17), bei dem im Laufe der postnatalen Entwicklung (Hofer, 1948; Lang, 1954b) der Vomer bis auf jenes Stückchen reduziert wird, welches auf dem Keilbeinrostrum gleitend, zwischen die Processus palatini der Maxillen eingeklemmt ist. Damit erhält der Gaumen von *Struthio*, als einziger Vogelgaumen, drei gesonderte mediale Unterstützungen am Rostrum sphenoidale: Durch das Basipterygoidgelenk, durch die medialen Platten der Pterygoidea und durch den Komplex der beiden maxillaren Gaumenfortsätze und des Vomerrestes. Es ist dies einer der höchst differenzierten Zustände des Vogelgaumens, im besonderen des paläognathen Gaumens.

Wir sagten, dass die Paläognathie funktionell einer Desmognathie entspreche. Damit findet sich bei Ratiten und Crypturi eine Kombination von «Desmognathie» und Rhynchokinetik, die in dieser Form sonst nirgends gefunden wird. Da sowohl die Rhynchokinetik als auch die paläognathe «Desmognathie» nicht als primitiv anzusprechen sind, kann dieser Charakter auch dem Gaumen der Ratiten und Crypturi nicht zuerkannt werden. Bei den Ratiten ist der funktionelle Zusammenhang für diese Kombination höherer Spezialisationszustände in der Notwendigkeit einer Unterstützung der Maxillaria gegeben.

Die Crypturi sind, wie längst bekannt, nach der Form der Nasenlöcher, die kurzschlitzartig ausgezogen sind und an ihren Enden sich etwas nach medial wenden,

---

[1] Auf die Morphologie der Munddachtypen der Vögel gehen wir hier nicht ein (Hofer, 1945, 1948; Lang, 1954a,b; McDowell, 1948; Marinelli, 1936; Portmann, 1952; Stresemann, 1927, sowie ältere Literatur). Form und Umfang des Vomers des paläognathen Gaumens allein schliesst aus, dass es sich um einen primitiven Typus handeln könnte. Innerhalb der Gaumenformen der Vögel stellt die Paläognathie aber insofern einen gesonderten Fall dar, als sie nur bei Ratiten und Crypturi vorkommt und selbst wieder eigene typische Zustände herausbildete (*Struthio*, *Apteryx* und die anatomisch einander näher stehenden *Dromiceius*, *Casuarius*, *Rhea*); letzterer gleichen wieder die Crypturi. Auch wenn ägithognathe Gaumenskelette mitunter sehr an paläognathe Zustände erinnern, so ist die Genese der letzteren wegen des erheblichen systematischen Abstandes und des zweifellos hohen Alters und des langen Eigenweges der Strausse höchstens per analogiam verständlich.

schizorhin, wobei sowohl typische (*Rhynchotus*) als auch atypische (*Crypturus*) Zustände vorkommen. Die Maxillarfortsätze der Nasalia sind sehr dünne, steil zu den Oberkiefern herabziehende Spangen, die durchaus nicht regelmässig ihren knöchernen Kontakt mit letzteren verloren haben. Der Schnabelfirst ist breit, frontal stehend und etwas nach unten durchgebogen. Das durchgängig ossifizierte Nasenseptum geht in Höhe der extrem rhynchokinetischen Beugungszone in einen häutigen Teil über. Wegen der dünnen Maxillarspangen der Nasalia ist der Oberkiefer in sich verformbar. Die erheblichen Ausschläge des rhynchokinetischen Oberschnabels gehen an aufgeweichten Schädeln unter ausserordentlicher Beteiligung des paläognathen Gaumenskelettes und des Qua-

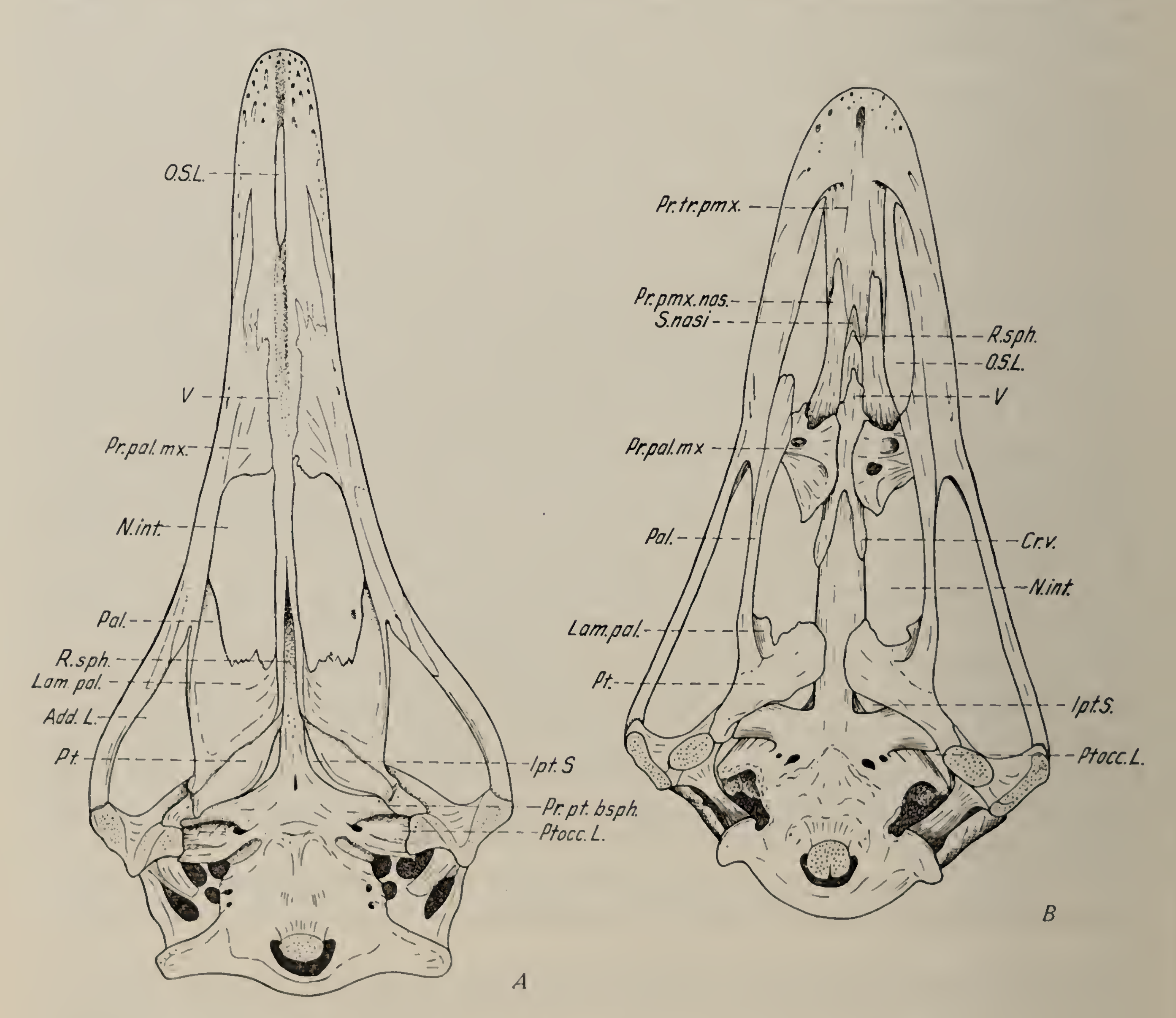


Abbildung 17. Die Paläognathie als funktionelle Desmognathie.
A: Casuarius sp. ♀; der Boden des Oberschnabels ist bis auf die kleine Oberschnabellücke verschlossen; Nähte persistieren. Entspricht funktionell einer fast kompletten Desmognathie. – *B: Struthio* sp.; die Processus palatini der Maxillaria klemmen den auf dem Rostrum sphenoidale gleitenden Vomer ein. Funktionell einer desmognathen Basisspange (Anseres) entsprechend. – Nach HOFER (1948).
Add.L. Adduktorlücke; *Cr. v.* Crus vomeris; *Ipt.S.* Interpterygoidalspalt; *Lam.pal.* Palatinlamelle; *N. int.* Nares internae; *O.S.L.* Oberschnabellücke; *Pr. pt. bsph.* Processus pterygoideus basisphenoidei; *Ptocc.L.* Pterokzipitallücke.

dratums vor sich, so dass wohl aktive Kinetik vorliegt. Der paläognathe Gaumen bildet eine frontal stehende Platte, die noch eine schmale Oberschnabellücke aufweist, die hinten durch den mit den Gaumenfortsätzen der Maxillaria eng syndesmotisch verbundenen Vomer abgeschlossen wird; funktionell ist auch dieser Zustand desmognath. Der Vomer gleitet auf dem langen Rostrum sphenoidale, dem Gaumenskelett an diesem Führung bis zur Beugungszone des Oberschnabels verleihend. Je weiter vorne die Durchbiegung des Firstes erfolgt, desto weiter nach rostral muss auch die Unterstützung der den Vorschub bewirkenden Gaumenspangen erfolgen, um ausweichende Sonderbewegungen zu verhindern, die unter dem eintreffenden Druck erfolgen können und den sinnvollen Bewegungsablauf stören würden. Damit ist die mit der Paläognathie gegebene funktionelle Desmognathie erklärt. Dass sie mit extremer Rhynchokinetik verbunden ist, stellt einen Sonderfall dar, der ähnlich funktionell verstanden werden kann wie bei den Plegadidae. Wenn das knöchern geschlossene, als einheitliche Platte bewegliche Munddach dennoch biegsam bleibt, dann kann der Oberkiefer auch in sich verformt werden.

Schliesslich soll noch die alte Frage nach dem phylogenetischen Alter der beiden Konstruktionsformen des Oberschnabels aufgeworfen werden (Garrod, 1873; Fürbringer, 1888; Gadow, 1891; Marinelli, 1936; und andere).

Wenn einige Gesichtspunkte zusammengestellt werden, die *vielleicht* zur vorläufigen Beantwortung der Frage nach dem stammesgeschichtlichen Alter der Schizo- und Holorhinie beitragen mögen, dann kann es sich nur um die anatomischen Zustände handeln, nicht um die der Funktion.

1. Die Schizorhinie tritt in stärker abgewandelten Spezialisationszuständen auf als die Holorhinie, sowohl in ihrer typischen als auch in ihrer atypischen Form. Diese Tatsache kann auch funktionell gedeutet werden als Folge späterer Anpassungen und muss nicht phylogenetische Bedeutung haben.

2. Formen, die als Pulli und Jungtiere noch atypisch schizorhin sind, können als erwachsene Tiere holorhine Schnäbel haben (Störche, vgl. S. 127f.). Diese Formen gehören in einen engeren Verwandtschaftskreis, wodurch dem Befund keine allgemeine Bedeutung zukommt. Immerhin zeigen sie einen *möglichen* Entwicklungsweg an, den andere Gruppen in der stammesgeschichtlichen Vergangenheit auch gegangen sein mögen. Ob man diesem Befund stammesgeschichtliche Bedeutung beimisst, hängt davon ab, ob man ontogenetischen Stadien phylogenetischen Wert beimessen will. In dem Falle würde es für die Schizorhinie als primitiveren Zustand sprechen.

3. Das eben erwähnte Argument würde für die Ursprünglichkeit der atypischen Schizorhinie sprechen. Ebenso die Tatsache, dass bei *Platalea* innerhalb der individuellen und Altersvariation eine von hinten beginnende Einengung des Nasenschlitzes zu beobachten war. Es ist damit ein möglicher Weg aufgezeigt, der zur Verkürzung der Nasenlöcher führt und *vielleicht* als nächsten Zustand ein gerundetes Nasenloch entstehen lässt. Mitunter kommt ein ähnlicher Verschluss des hinteren Abschnittes des Nasenschlitzes auch bei typisch schizorhinen Formen vor (Möwen).

4. Die Nasenlochform mancher Crypturi, die meist als sehr alte und primitive Gruppe angesehen werden, ist atypisch schizorhin. Auch das würde für die Ursprünglichkeit dieses Zustandes sprechen, den die Crypturi vor ihren Vorfahren übernommen haben

müssten und ihn dann weiterdifferenzierten (*Rhynchotus*). Die sehr dünnen Maxillarspangen der Nasalia, die häufig die direkte knöcherne Verbindung mit den Kieferspangen verlieren, und die ausgeprägte Rhynchokinetik bei einheitlichem Ethmoidalskelett sind keine ursprünglichen Schnabelmerkmale. Dieses Argument ist nicht sehr überzeugend, denn es kann nicht ausgeschlossen werden, dass es sich nicht um eine veränderte typische Schizorhinie gehandelt haben mag.

5. Der atypischen Schizorhinie der Vögel sind die Nasenlochformen mancher rezenter und fossiler Reptilien sehr ähnlich, obwohl völlig andere anatomische Gegebenheiten vorliegen. In diesem Sinne sind alle Warane schizorhin. Die Hebung des Oberkiefers erfolgt bei ihnen unter gesonderter Durchbiegung der Firstspange und der Kieferäste. Damit wäre die Annahme möglich, dass die Schizorhinie ein uraltes Erbe des Vogelstammes von seinen reptilienhaften Vorfahren her ist.

6. Die typische Schizorhinie, bei der die Nasenschlitze stirnwärts noch verlängert werden, um die Verformbarkeit des Schnabels noch zu erhöhen, ist wegen ihrer anatomischen und damit auch funktionellen Differenzierungshöhe sicher nicht als primitiv anzusprechen. Sie könnte aber aus einer atypischen Schizorhinie hervorgegangen sein.

7. Dass die Schizorhinie in typischer Ausprägung immer mit Schizognathie gekoppelt ist, würde nur dann für die Primitivität der ersteren sprechen, wenn man auch letztere für primitiv hält, was meines Erachtens sehr wohl begründet ist. Die Schizognathie gehört, wie MARINELLI schon feststellte, zum Konstruktionstypus des Spangenschnabels, so dass diese Koppelung funktionell sehr verständlich ist und nicht für einen stammesgeschichtlichen Zustand spricht. Ausserdem trifft diese Koppelung nicht für die atypisch schizorhinen Formen zu (Plegadidae, vgl. S. 127; Ratiten, Crypturi, S. 130), so dass auch dieses Argument nicht überzeugt.

8. Die Ratiten zeigen einen atypisch holorhinen Schnabel, der in eigentümlicher Weise mit Merkmalen verbunden ist, die sonst nur bei typischer, mit Rhynchokinetik verbundener Schizorhinie auftreten (Unterbrechung der Maxillo-Nasal-Verbindung, einheitliches Nasenskelett, Rhynchokinetik). Die Paläognathie entspricht funktionell aber einer Desmognathie, die in diesem Falle auch funktionell verständlich ist (S. 131). Desmognathie oder ein funktionell entsprechender Zustand kommt sonst in Verbindung mit Rhynchokinetik nurmehr bei den Crypturi vor. Die Form des Nasenloches am Skelettschädel ist, abgesehen von dem abweichenden *Apteryx*, bei allen Ratiten sehr übereinstimmend. In Anbetracht der tiefen morphologischen und phylogenetischen Abstände der einzelnen Ratitengenera ist es dennoch wenig wahrscheinlich, dass die Nasenlochform und die anderen funktionell korreliert erscheinenden Merkmale in den einzelnen Sonderstämmen unabhängig erworben wurden. Man könnte versuchen, den eigenartig atypisch holorhinen Schnabel der Ratiten auf einen holorhinen zurückzuführen, der durch die Unterbrechung der Maxillarspange des Nasale und schliesslich deren fast völligen Verlust bei manchen zu einem in sich verformbaren Schnabel wurde, der dann Spezialisierungen einging, die an typisch schizorhine Schnäbel erinnert. Will man aber den Ratiten die sehr umstrittene Verwandtschaft mit den Crypturi zugestehen, dann wäre auch ihr Schnabeltypus von einer Schizorhinie abzuleiten.

9. Die funktionelle Schwierigkeit bei der Bewegung des holorhinen, in sich starren Schnabels aus der frontalen Beugungszone liegt, sofern sie nicht besondere Differenzie-

rungen aufweist, darin, dass der Basalteil des Schnabelfirstes über die Fläche gekrümmt ist, während die Bewegungsrichtung senkrecht auf die Krümmung steht; mit andern Worten: der Schnabel wird sagittal bewegt, sein First ist aber transversal gekrümmt. Die sich hieraus ergebenden Schwierigkeiten werden durch vielfache Differenzierungen überwunden, auf die hier nicht eingegangen werden kann. Man könnte sich vorstellen (vgl. dazu MARINELLI, 1936, S. 831), dass bei holorhinen Spangenschnäbeln durch eine schlitzartige Ausweitung des Nasenloches nach hinten die oben geschilderte Schwierigkeit umgangen wurde. So naheliegend das Argument sein mag, es hat sich bisher keine Spezialisationsreihe finden lassen, die es stützte.

Von diesen Argumenten spricht manches dafür, dass die atypische Schizorhinie primitiver ist als die typische, aber keines spricht dafür, dass erstere primitiver wäre als die typische Holorhinie. Nur der zweite und neunte Punkt könnte in diesem Sinne aufgefasst werden; aber hinsichtlich der Störche wohl zu unrecht, denn es handelt sich bei ihnen durchweg um großschnäbelige Formen, die mit ihren Kiefern erhebliche Leistungen vollbringen. Solche Schnäbel sind immer massiv konstruiert und niemals schizorhin. Dass die jugendliche atypische Schizorhinie durch einen vollkonstruierten Oberkiefer im späteren Alter abgelöst wird, ist in diesem Falle funktionell völlig verständlich, so dass eine stammesgeschichtliche Interpretation dieser Umbildung unberechtigt erscheint. Schliesslich ist die Verteilung der Schizo- und Holorhinie in systematische Gruppen, die sicher engeren Verwandtschaftskreisen entsprechen, so unregelmässig, dass daraus für die Entstehung der beiden Zustände überhaupt nichts entnommen werden kann. Mit der gegebenen Zusammenstellung sollten auch nur Erwägungsmöglichkeiten aufgezeigt, keineswegs aber eine Entscheidung gefällt werden, die ohne fossiles Material unmöglich ist.

Aus unseren Überlegungen ging die hohe Bedeutung der Kinetik für Gestaltung des Vogelkopfes hervor, so dass zum Schluss noch der biologische Sinn der Kinetik selbst noch erörtert werden muss. VERSLUYS erblickt den Sinn der Kinetik in der Möglichkeit der weiteren Mundöffnung beim Nahrungserwerb, wobei er den Reptilschädel im Auge hatte, MARINELLI (1928, 1936) dagegen im sichereren Kieferschluss beim Biss, weil *zusätzlich* der Oberkiefer gegen den Unterkiefer gesenkt werden kann; die funktionelle Analyse müsse von der Beanspruchung ausgehen, die eben beim Biss erfolge, nicht bei der ins Leere erfolgenden Oberkieferhebung. Hierin pflichten wir MARINELLI bei. Beim Echsenschädel – die Schlangen zeigen hierin andere Verhältnisse, die nicht zum Vergleich herangezogen werden können – ist wegen der Jochbogenspangen und der Lage der Beugungszone auch die Hebung des Oberkiefers ein mechanisches Problem. Darüber hoffe ich, in nächster Zeit Untersuchungen vorlegen zu können. Beim Vogelschädel ist dies infolge des Wegfalles oberer Jochbogen und der präorbitalen Lage der Beugungszone nicht der Fall; die Schwierigkeit liegt in der transversalen Krümmung des Firstes des Oberkiefers in der Beugungszone, die jedoch durch mannigfaltige Spezialisationen ausgeglichen wird. Die Bedeutung der Kinetik liegt beim Vogelschädel, sofern die Bewegungen aktiv erfolgen, in der Senkung gegen einen Widerstand, also im Biss, sofern sie passiv erzwungen werden, in der elastisch federnden Sicherung des ganzen Systems. Letzteres ist besonders bei hackenden Formen der Fall (Spechte; HOFER, 1945a; BECHER, 1953). Beim Biss handelt es sich dabei oft nicht so sehr um ein beson-

ders kräftiges Zufassen, wie etwa bei den Papageien, sondern um einen sehr sicheren Zugriff mit der Schnabelspitze. Hier ist nicht die Amplitude der Oberkieferbewegung das Massgebende, sondern die Präzision einer verhältnismässig geringen Bewegung (Körnerfresser).

LITERATUR

BARNIKOL, A. (1951): *Über einige Gesetzmässigkeiten im Aufbau der motorischen Trigeminusäste bei Vögeln.* Anat. Anz. *98:* 217.

– (1952): *Korrelationen in der Ausgestaltung der Schädelform bei Vögeln.* Morph. Jb. *92:* 373.

– (1953a): *Zur Morphologie des Nervus trigeminus der Vögel... Accipitres, Cathartidae, Striges und Anseriformes.* Z. wiss. Zool. *157:* 295.

– (1953b): *Vergleichend anatomische und taxonomisch phylogenetische Studien am Kopf der Opisthocomiformes, Musophagidae, Galli, Columbae und Cuculi.* Zool. Jb. (Systematik) *81:* 437.

BECHER, F. (1953): *Untersuchungen an Spechten zur Frage der funktionellen Anpassung an die mechanische Belastung.* Z. Naturforsch. *8b:* 192.

BEECHER, W. J. (1951a): *Convergence in the Coerebidae.* Wilson Bull. *63:* 274.

– (1951b): *Adaptions for Food-Getting in the American Blackbirds.* Auk *68:* 411.

– (1953): *A Phylogeny of the Oscines.* Auk *70:* 270.

BEER, G. R. DE (1937): *The Development of the Vertebrate Skull.* Oxford.

BÖHM, M. (1930): *Über den Bau des jugendlichen Schädels von Balaeniceps rex...* Z. Morph. Ökol. Tiere *17:* 677.

BROCK, G. T. (1937): *The Morphology of the Ostrich Chondrocranium.* Proc. Zool. Soc. London [B] *107:* 225.

CROMPTON, A. W. (1953): *The Development of the Chondrocranium of Spheniscus demersus... Columella auris of Birds.* Acta zool. *34:* 71.

DAVIDS, J. A. G. (1952): *Etude sur les attaches au crane des muscles de la tête et du cou chez Anas platyrhyncha* (L.). Nederl. Akad. Wet. Amsterdam, Proc. [C] *55*, Nr. 1.

DULLEMEIJER, P. (1951): *The Correlation between Muscle System and Skull Structure in Phalacrocorax carbo sinensis* (Shaw and Nodder). Nederl. Akad. Wet. Amsterdam, Proc. [C] *54*, Nr. 3 und 5; *55*, Nr. 1.

FÜRBRINGER, M. (1888): *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.* Amsterdam.

FIEDLER, W. (1951): *Beiträge zur Morphologie der Kiefermuskulatur der Oscines.* Zool. Jb. (Anat.) *71:* 235.

GADOW, H. (1891): *Aves.* In *Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches.* Bd. 6.

GARROD, H. (1873): *On the Value in Classification of a Peculiarity in the Anterior Margin of the Nasal Bones in Certain Birds.* Proc. Zool. Soc. London *1873:* 33.

HOFER, H. (1945a): *Untersuchungen über den Bau des Vogelschädels...* Zool. Jb. (Anat.) *69:* 1.

– (1945b): *Zur Kenntnis der Suspensionsformen des Kieferbogens...* Ibidem: 321.

– (1948): *Die Gaumenlücken der Vögel.* Acta zool. *30* (1949): 209.

– (1953): *Die Kiefermuskulatur der Papageien als Evolutionsproblem.* Biol. Zbl. *72:* 225.

HOWARD, H. (1948): *Fossil Evidence of Avian Evolution.* Ibis *92* (1950): 1.

KLAAUW, C. J. VAN DER (1948–1952): *Size and Position of the Functional Components of the Skull...* Arch. Neerl. Zool. *9.*

KLEINSCHMIDT, A. (1951): *Über eine Rekonstruktion des Schädels von Archaeornis siemensi* Dames *1884...* Proc. 10th Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 631.

KNECHTL, G. (1954): *Untersuchung und Vergleich der motorischen Hirnnervenkerne bei einigen Vögeln.* Morph. Jb. *93:* 364.

KRIPP, D. VON (1933a): *Der Oberschnabelmechanismus der Vögel.* Morph. Jb. *71:* 469.

– (1933b): *Beiträge zur mechanischen Analyse des Schnabelmechanismus.* Morph. Jb. *72:* 541.

LAKJER, T. (1926): *Die trigeminus-versorgte Kaumuskulatur der Sauropsidem.* Kopenhagen.

– (1927): *Studien über die Gaumenregion beiSauriern...* Zool. Jb. (Anat.) *49.*

LAMBRECHT, K. (1933): *Handbuch der Paläornithologie.* Berlin.

LANG, CH. (1954a): *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes von Melopsittacus undulatus.* Morph. Jb. *94:* 335.
– (1954b): (im Druck).
LUBOSCH, W. (1929): *Über den streptognathen Schädel von Caprimulgus...* Morph. Jb. *63:* 96. (Maurer-Festschrift).
MARINELLI, W. (1928): *Über den Schädel der Schnepfe.* Palaebiologica *1:* 135.
– (1936): *Kranium und Visceralskelett der Sauropsida, 2. Vögel.* Handb. vgl. Anat. Wirbeltiere *4.* Herausgeg. BOLK, GÖPPERT.
MCDOWELL, S. (1948): *The Bony Palate of Birds,* Part I: *The Palaeognathae.* Auk *65:* 520.
MOLLER, W. (1930/31): *Über die Schnabel- und Zungenmechanik blütenbesuchender Vögel.* Biol. gen. *6, 7.*
– (1932): *Biologisch-anatomische Studien am Schädel von Ara macao.* Morph. Jb. *70:* 305.
POGLAYEN-NEUWALL, INGE (1953): *Untersuchungen über die Trigeminusmuskulatur von Hatteria.* Z. wiss. Zool. *157:* 57.
– (1954): *Untersuchungen über die Trigeminusmuskulatur an Eidechsen.* Z. wiss. Zool. *158:* 79.
POGLAYEN-NEUWALL, IVO (1953): *Untersuchungen der Kiefermuskulatur... Krokodile.* Anat. Anz. *99.*
– (1953): *Untersuchungen der Kiefermuskulatur... Schildkröten.* Acta zool. *34:* 241.
PYCRAFT, W. P. (1900): *On the Morphology and Phylogeny of the Palaeognathae and Neognathae.* Trans. Zool. Soc. London *15,* Part 5.
– (1901): *Some Points in the Morphology of the Palate of the Neognathae.* Linn. Soc. Proc. London.
– (1902): *Contributions to the Osteology of Birds,* Part 5: *Falconiformes.* Proc. Zool. Soc. London *1902:* 277.
ROOTH, J. (1953): *On the Correlation between the Jaw Muscles and the Structure of the Skull in Columba palumbus.* Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet. [C] *56:* 251.
SLABY, O. (1951): *Le développement du chondrocrane du cormorant* (*Phalacrocorax carbo* L.) *au point de vue de l'évolution.* Bull. intern. Acad. tchèque Sci. *52:* 105.
STARCK, D. (1940): *Beobachtungen an der Trigeminusmuskulatur der Nashornvögel.* Morph. Jb. *84.*
– (1954): *Die endocraniale Morphologie der Ratiten...* Morph. Jb. *96:* 14.
VERSLUYS, J. (1910): *Streptostylie bei Dinosauriern...* Zool. Jb. (Anat.) *30.*
– (1912): *Das Streptostylie-Problem und die Bewegungen im Schädel bei Sauropsiden.* Zool. Jb. Suppl. *15,* Bd. 2.

Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem

Adolf Portmann

Zoologische Anstalt der Universität Basel

In diesem Überblick soll versucht werden, einige der wichtigsten Merkmale der Vogelontogenese zunächst in ihrer morphologischen Wertigkeit und in zweiter Linie, soweit möglich, in ihrer evolutiven Bedeutung darzustellen. Ein solcher Versuch erscheint mir um so notwendiger, als die Urteile über Ontogenesemerkmale oft durch die Vermischung evolutiver und ökologischer Maßstäbe getrübt werden. Ein Beispiel mag diese Unklarheit demonstrieren. Die Jugendformen der Megapodiden, die beim Schlüpfen bereits vom Altvogel völlig unabhängig sind, werden bald als Anfangszustand einer Ontogenese-Evolution, bald als deren Endzustand bezeichnet. Dieser Kontrast der Deutung rührt davon her, dass eine ökologische Feststellung als Maßstab einer Evolution gebraucht wird. Sage ich zum Beispiel, die jungen Megapodiden sind «am weitesten vom Altvogel emanzipiert», so schleicht sich die Vorstellung einer Emanzipation, eines evolutiven Prozesses ein, der als Ausgangssituation einen hilflosen, abhängigen Jungvogel voraussetzt. Die Berücksichtigung vergleichend-biologischer Methoden würde sofort zeigen, dass diese «Emanzipation» ein Zustand ist, der für alle Jugendformen von Reptilien gilt, dass sie also vor der Evolution des Vogeltypus bereits verwirklicht war und wahrscheinlich den ersten Vogeltypen als Reptilienerbe bereits zukam. In dieser Perspektive muss vom Megapodidentypus gesagt werden: er ist am weitesten von der Instinktverschränkung entfernt, welche die Ontogenese der höheren Vogelstufen kennzeichnet. Es ist eine der Aufgaben der vergleichenden Biologie, zu ermitteln, welche dieser Aussagen die wahrscheinlichste ist. Wir verfolgen einige der wichtigsten Ontogenesemerkmale.

1. Federbildung

Wir betrachten zuerst die Ontogenese der Konturfedern, wobei wir aus Raumgründen von Plumae und Filiplumae absehen (über den Zusammenhang dieser Formen mit den Pennae und über den sogenannten «Hautkomplex» siehe Gerber, 1937). Die Ontogenese der Feder muss primär als die direkte Ausbildung einer Konturfeder gesehen werden, alle anderen Federtypen sind abgeleitete, sekundäre Varianten. Über die Phylogenese der Feder haben wir zur Zeit keinerlei Zeugnis, da die früheste Vogelform, *Archaeopteryx*, bereits echte Konturfedern trägt. Die Megapodiden zeigen den Typus ohne Dunenausbildung (Abb. 1), den wir als den primären ansehen.

Die Varianten weisen zwei Prozesse auf, die streng gesondert werden müssen und die in der Evolution der Vogelgruppen in verschiedenen Kombinationen auftreten.

a) Die direkte Entwicklung wird kompliziert durch Umbildung der ersten Anlage zum dunenartigen Neoptil, eventuell durch Bildung eines zweiten dunenartigen Mesoptils (Abb. 1). Diese zwei Strukturvarianten sind Umformungen derselben Federanlage. Auf dieser Entwicklungsänderung beruhen viele der bekannten Dunenkleider, besonders bei ausgesprochenen Nestflüchtern, wie Hühner, Regenpfeifer, Entenvögel.

b) Die ersten Anlagen erfahren einen Wachstumsunterbruch; die stillgelegten Anlagen werden durch einen ringförmigen Hautwall überwachsen und unter die Epidermis

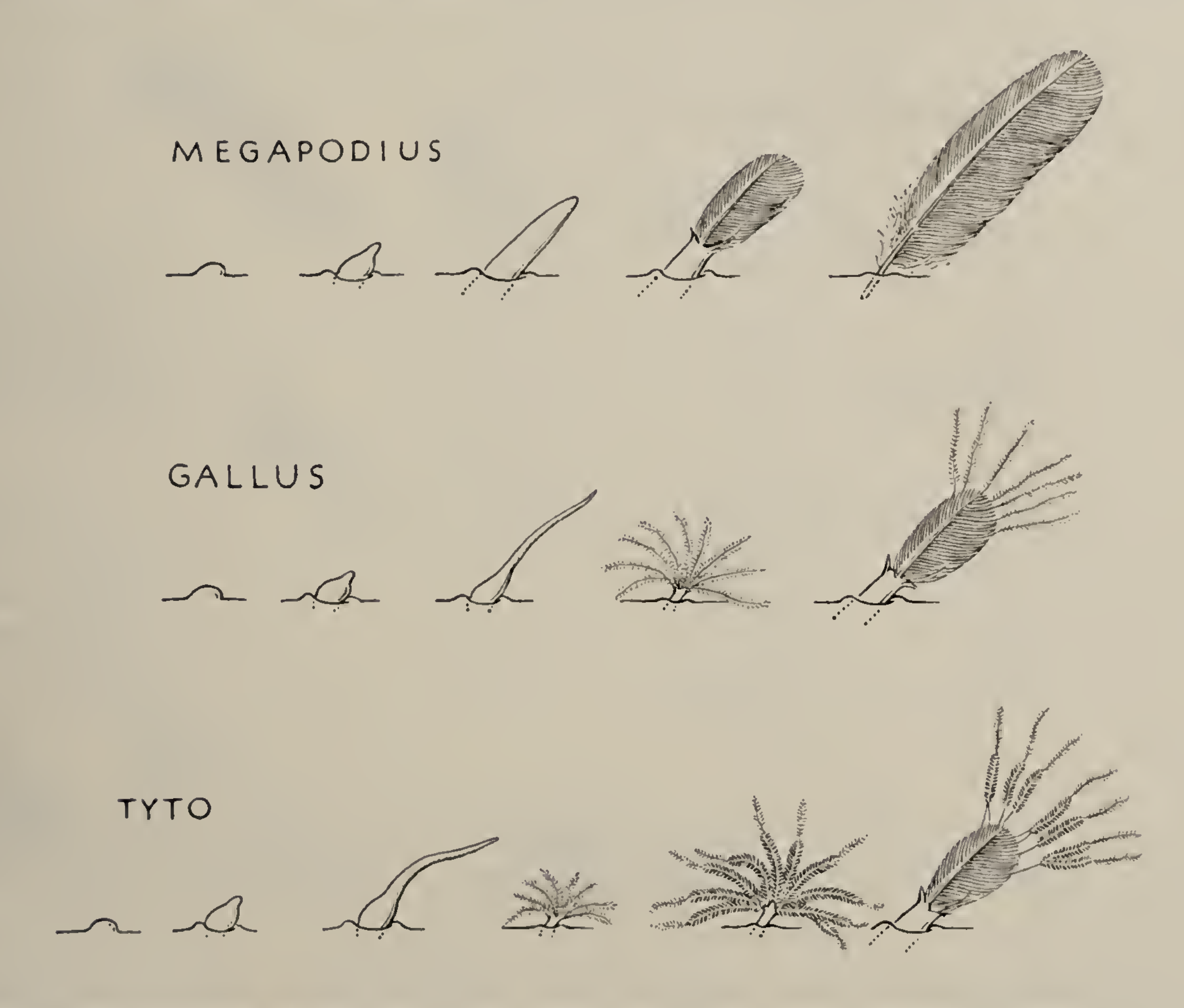


Abbildung 1. Vergleichende Reihe der Evolution von Nestlingsdunen als distale Umwandlung von Konturfedern. *Megapodius:* Primäre Stufe ohne Dunenspitze, kontinuierliche Entwicklung zur Konturfeder. – *Gallus:* Die Spitze zur Nestlingsdune verwandelt. – *Tyto:* Es werden zwei Folgen von Dunenstrukturen ausgebildet.

versenkt. So entsteht im Extremfall ein Schlüpfzustand, der «nackt» erscheint. Diese Nacktheit ist eine scheinbare. Die Federversenkung gehört in die Gruppe der sogenannten «amniotischen» Verschlüsse (R. Weber, 1952), die unterentwickelte Organe bei sehr verfrühter Geburt nach aussen abschliessen (Abb. 2).

Die Anlagenversenkung kann am «Megapodidentypus» ansetzen: es resultiert der verbreitete Typ, wie ihn Eisvögel, Bienenfresser, Raken zeigen. Bei diesen Gruppen schlüpft der Jungvogel nackt, das heisst mit versenkten Federanlagen. Die postembryonale Entwicklung bildet einen Federkiel ohne Dunenspitze, aus dem direkt das juvenile Gefieder austritt. Doch kann sich dieselbe Versenkung auch am *Gallus-* oder *Striges-*Typ abspielen. Dann tritt auf der nackten Haut des Jungvogels zuerst die Dunenspitze aus. In manchen dieser Fälle erfasst der Versenkungsprozess und der Wachstumsstillstand nur einen Teil der Federanlagen und kombiniert sich dann mit der Umbildung zu

Dunenspitzen bei den nicht versenkten Federn. Aus diesen entstehen daher Konturfedern mit Neoptilspitzen, während die versenkten Anlagen eine Konturfeder ohne Neoptilspitze erzeugen (viele Singvögel, siehe D. Burckhardt, 1954).

Die Bildung des Neoptils ist nicht nur als eine Adaptation des Federkleides an besondere Bedürfnisse des Jungvogels (Wärmekleid, Schutztracht), sondern physiologisch wie morphologisch auch als eine herabgesetzte Leistung der Federanlage zu werten. Damit tritt diese Umbildung in Beziehung zum Versenkungsprozess, der unter anderem

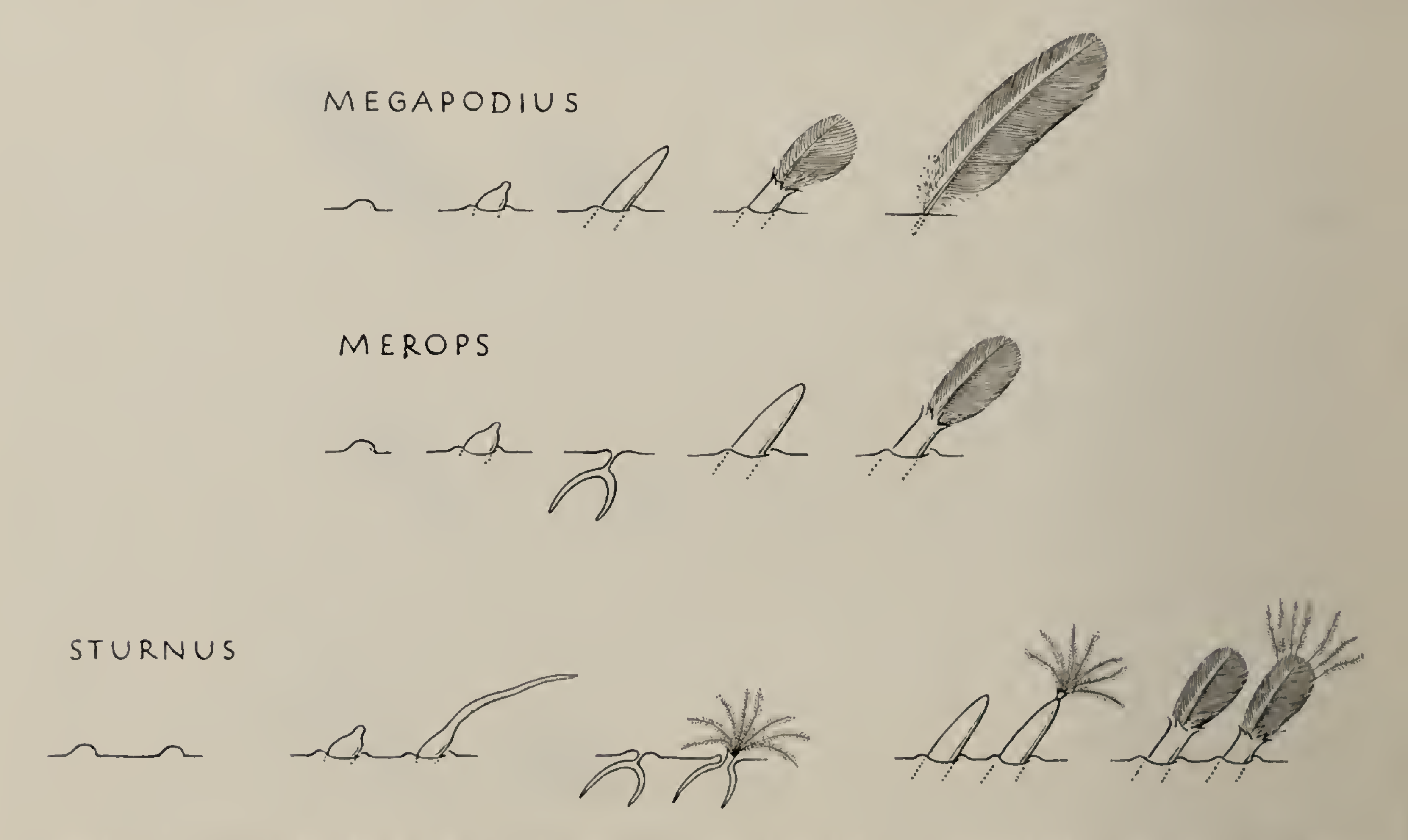


Abbildung 2. Vergleichende Reihe der Evolution des «nackten» Nesthockers ohne und mit Dunenstrukturen. *Megapodius:* Primäre Stufe ohne Versenkung der Federanlage, mit kontinuierlicher Entwicklung einer Konturfeder. – *Merops:* Typus der primitiven Coraciomorphen mit diskontinuierlicher Federontogenese. Die Federanlage bleibt im Wachstum stehen und wird unter die Haut versenkt. Die Ausbildung von Dunen unterbleibt. – *Sturnus:* Typus hochspezialisierter Coraciomorphen. Alle Federanlagen entwickeln sich diskontinuierlich (Wachstumsstillstand während der Versenkung); ein Teil ohne, ein Teil mit Differenzierung der Spitze zu Nestlingsdunen.

eine Stillegung von komplizierten, viel Energie verbrauchenden Prozessen der Hautdifferenzierung darstellt. Diese Stillegung und damit die Pseudo-Nacktheit vieler Nesthocker muss als Glied einer besonderen Umlagerung der Wachstumsenergien aufgefasst werden, als eine der Wachstumsallometrien, mit denen wir uns nun befassen müssen.

2. Allometrie des Wachstums

Der für Reptilien kennzeichnende Jugendzustand ist ein verkleinertes Abbild der Reifeform, bei dem vor allem die bereits für das Embryonalleben typische Dominanz von Gehirn- und Sinnesorganen für geringe Verschiebung der Proportionen verantwortlich ist, während die Körperproportionen denen des Erwachsenen schon sehr nahe sind.

Diese reptilientypische Wuchsweise ist auch für viele Vogeljungen vom Nestflüchtertypus charakteristisch; ihr Wachstum ist weitgehend isometrisch für die verschiedenen Organsysteme.

Ganz anders aber verläuft das Wachstum echter Nesthocker. Die Allometrie wichtiger Organsysteme ist auffällig. Ganz besonders drastisch sondert sich das Zentralnervensystem durch seine Zurücksetzung von den stark geförderten Verdauungsorganen, wenn wir den Gewichtsanteil am Schlüpftag vergleichen (Portmann, 1942, 1947; Sutter,

TABELLE 1

	Hirn	Darm	Totalgewicht	
	(in % des Totalgewichts)			
Coturnix coturnix	6,19	9,66	4,58	Nestflüchter
Rallus aquaticus	6,16	10,51	8,85	
Chrysolophus pictus	5,31	8,77	14,08	
Phasianus colchicus	4,16	6,49	19,31	
Apus melba	3,11	14,64	4,19	Nesthocker
Sturnus vulgaris	3,21	14,09	4,66	
Coloeus monedula	3,57	12,15	7,44	
Corvus corone	3,02	13,10	13,56	
Columba domestica	2,92	10,33	11,49	

1950). Dies gilt für mittlere und kleine Jugendformen, da zur Zeit nur für sie ein unmittelbarer Vergleich möglich ist (Tabelle 1). Der Entwicklungsvorsprung des Verdauungssystems ist um so bemerkenswerter, als sonst bei der Embryonalentwicklung im Zeitraum, wie er für Singvögel etwa gilt (also 12–14 Tage), die Dominanz des Gehirns die Regel sein müsste. Dem Zurückstellen der Hirnentwicklung entspricht auch der grosse Unterschied in der Markscheidenausbildung, den Schifferli (1949) demonstriert hat. Zu den energetischen Verschiebungen, die mit der frühen Leistungssteigerung des Darmsystems in Beziehung stehen, muss neben der Bremsung der Nervenorgane auch die Stillegung der Federentwicklung gezählt werden. Die Untersuchungen von Verne, Bourlière und Deramond (1952) weisen auch auf beträchtliche Kontraste in der Entwicklung der Nebenniere hin, deren Differenzierung beim Nestflüchter (*Gallinula*) sehr früh der adulten entspricht, während sie bei einem typischen Nesthocker (*Corvus*) erst spät in der postembryonalen Periode ihre Ausformung erlangt.

Die Bildungsprozesse des Nesthockers zielen auf einen Schlüpfzustand, der eines der eigenartigsten Wuchssysteme ist, das die Biologen bei Wirbeltieren kennen. Entsprechend steht denn auch die postembryonale Entwicklung unter der Dominanz dieser Systeme. Durch die Evolution dieser frühen Wachstumsapparatur wird eine sehr kurze Postembryonalzeit möglich, damit die Verkürzung einer besonders gefährdeten Periode, in der Alt- und Jungvögel im Aufzuchtgeschäft völlig gebunden sind.

Je stärker solche Allometrien ausgeprägt sind, um so deutlicher hebt sich auch die Resultante des gesamten Wachstums, die Kurve der Gewichtsentwicklung, als ein cha-

rakteristisches Merkmal der Nesthockertypen, ab (Abb. 3). Setzen wir die Zeit des Wachstums für verschiedene Ontogenesetypen gleich und ebenso als gleich das zu erreichende Endgewicht, so erhalten wir relative Wachstumskurven, deren Gestalt ein Merkmal der Gruppen ist. In der Kurvenform spricht sich ein Evolutionsmerkmal der Gruppe aus. Besonders erstaunlich und für den evoluierten Ontogenesetypus bezeichnend ist die Erscheinung des postembryonalen Übergewichts, die seit langem bekannt ist, aber in ihrer evolutiven Bedeutung noch immer zu wenig gewürdigt wird (PORTMANN, 1937). Dass ähnliche Kurven durch verschiedene innere Prozesse entstehen können, ist klar (Übergewicht von Darm und Leber im einen Fall, starke Fettlager bei anderen Arten und zuweilen Kombination von beiden Varianten). Auch muss beachtet

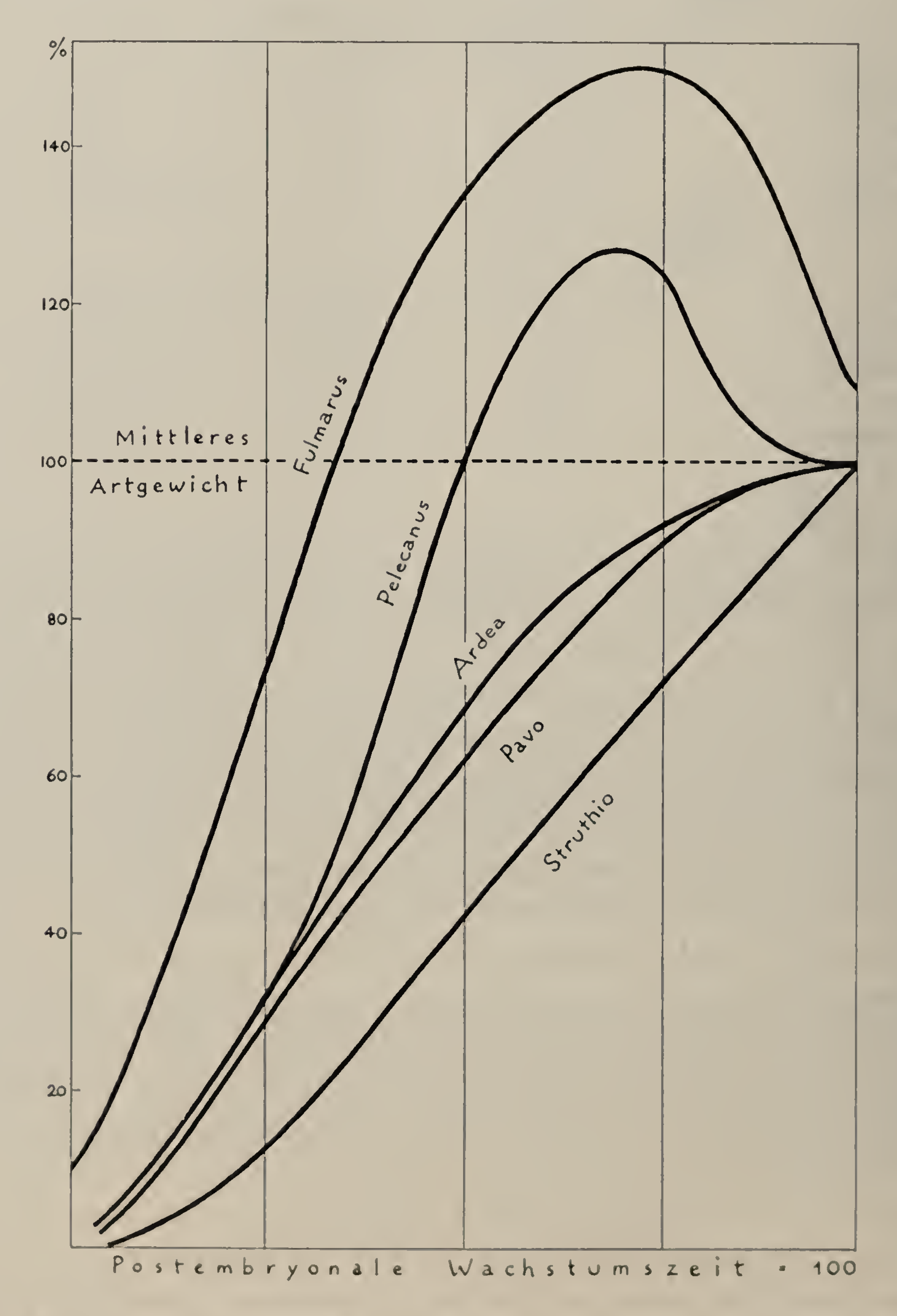


Abbildung 3. Die Kurve der Gewichtsentwicklung zeigt eine Gestalt von evolutiver Wertigkeit: Stellt man das Gewicht in Prozenten des mittleren Artgewichtes dar, so wird mit steigender Differenzierungshöhe der Gruppe das Artgewicht immer rascher erreicht, und es kommt zur Ausbildung eines präjuvenilen Übergewichtes.

werden, dass sich in unseren Breiten im Herbst ein Höchstgewicht bilden kann, das nicht postembryonal, sondern juvenil ist. Wesentlich für die allgemeine Betrachtung ist die Abweichung aller dieser Wachstumstypen zum reptilienartigen Ausgangszustand, was sie als sekundäre Merkmale der Vogelontogenese kennzeichnet.

3. Verschränkung von Alt- und Jungvogel

Der Aufbau einer so ausserordentlichen Wachstumsorganisation geschieht durch die Verschränkung von Alt- und Jungvogel zu einer überindividuellen Einheit. Diesen Verschränkungsvorgang in seinen Schritten aufzudecken, ist eines der Ziele der ver-

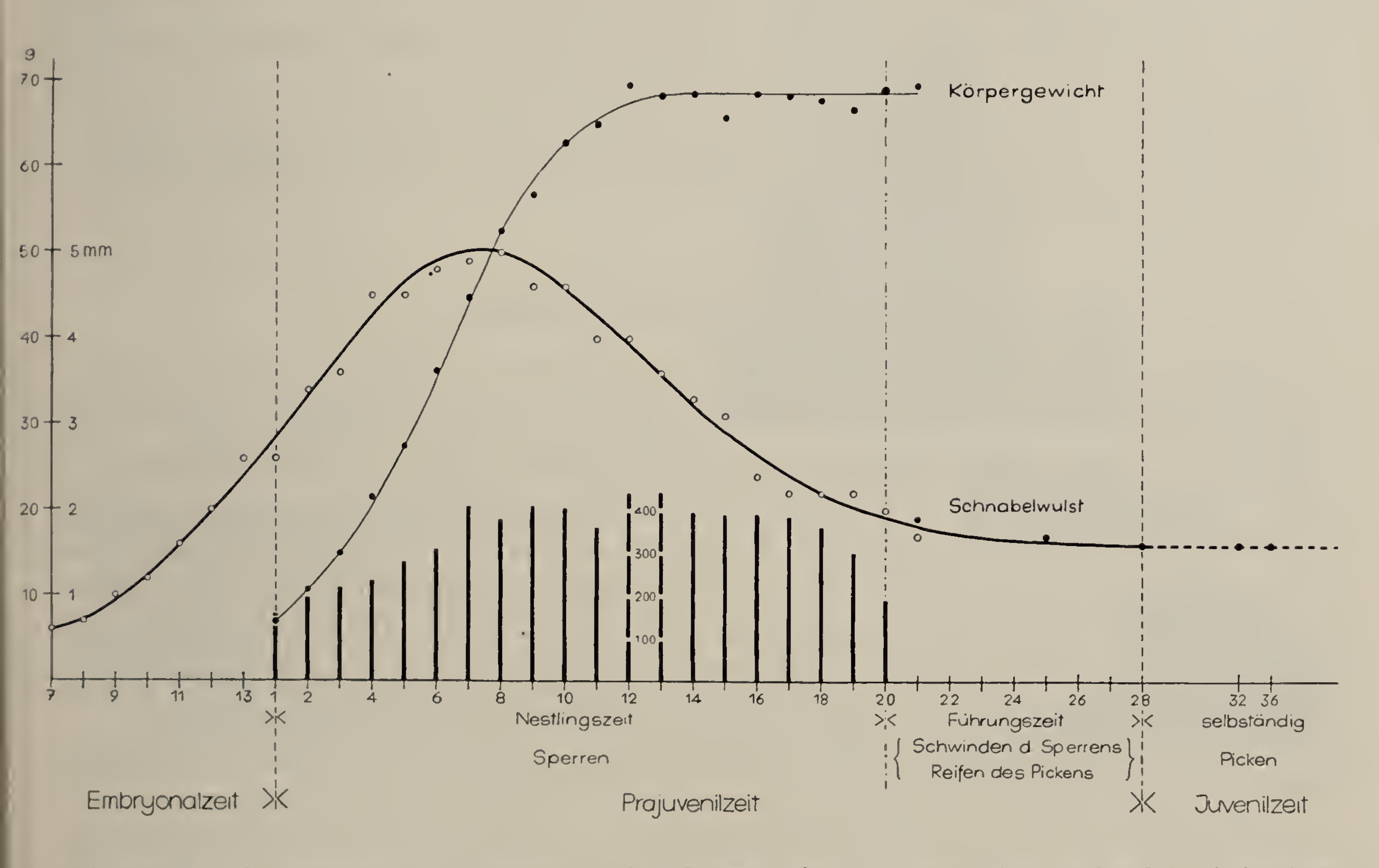


Abbildung 4. Ontogenetische Korrelationen bei *Sturnus vulgaris:* Das Wachstum des Schnabelwulstes und sein Zusammenhang mit der Entwicklung des Körpergewichts und der Fütterungsintensität der Altvögel. (Die Skala links gilt für das Gewicht, rechts für die Breite des Schnabelwulstes; die mittlere Skala gibt die Zahl der Fütterungen pro Tag nach Angaben von J. Bussmann, Hitzkirch, Kt. Luzern.) Nach H. Wackernagel, 1954.

gleichenden Entwicklungsforschung. Seit Jahren untersuchen wir in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel die Glieder dieser Verschränkungsprozesse. Zu diesen gehört die Ausbildung einer besonderen Reizapparatur im Jungvogel, des bekannten Schnabelwulstes und der damit kombinierten transitorischen Rachenfärbung (Wackernagel, 1954). Der Aufbau dieses Schnabelwulstes erfolgt sehr früh, und der Vergleich der Zahl der Fütterungen mit der Ausbildung des Wulstes gibt ein eindrückliches Bild der Leistung dieser Kombination von Reizorgan, Sperren der Jungen und Verhalten der Altvögel (Abb. 4). Ausbildung und Abbau dieser überindividuellen Organisation

bieten ein drastisches Beispiel einer transitorischen Struktur der Ontogenese, die man mit der Verschränkung etwa beim Saugakt der Beuteltiere wohl vergleichen darf, wo durch besonderes Wachstum der Lippen das Junge eine Weile an der mütterlichen Zitze befestigt ist und wo auch die frühe Entwicklung der Jungen auf diesen transitorischen Nährakt hin gerichtet ist.

Schnabelwulst und Rachenfärbung sind streng auf die Präjuvenilzeit beschränkt, und beide zeigen Strukturen, die im Dienst visueller Wirkungen stehen («visuelle Organe»). Beide Schnabelbildungen haben Kennzeichen der «Auslöser»: die Plötzlichkeit, mit der sie überraschend gezeigt werden, die Verbindung dieses «Sperrens» mit dem Strecken des Halses und in späteren Phasen das Anzielen des Elternkopfes müssen als Glieder dieses Funktionskreises gesehen werden. Bei den Spechten, ähnlich bei Raken und Eisvögeln, geschieht die Kommunikation zwischen Alt- und Jungvogel primär durch taktile Beziehung. Bei Passeres, Cuculidae, Upupinae und Colii aber ist die Verschränkung von Alt- und Jungtier im Fütterungskreis wesentlich durch das Sperren und seine visuellen Hilfsmittel bewirkt.

4. Nesthocken und Nesthygiene

Unter den Prozessen, die zu der Evolution komplizierterer Ontogeneseformen führen können, scheint eine Veränderung des Verhaltens besonders auffällig, wie sie viele Caprimulgi zeigen: Verwandlung eines Nestflüchters durch Verhaltensänderung in einen Platzhocker, also in einen Nesthocker ohne eigentliches Nest (wie PETERS diese Variante kürzlich benannt hat), ohne dass dieses Verhalten durch Nestbau unterstützt würde. Ähnliches Platzhocken finden wir bei Möwen und Seeschwalben, wo der Nestbau selbst zuweilen sehr gering sein kann, während das Besitzverhalten einem Nestort sehr hohe Valenz gibt. Bei den Seeschwalben begegnen wir auch der gesteigerten Ernährungsbeziehung durch ein dem Sperren der Passeres nahekommendes Betteln.

Die Bindung an einen bestimmten Nestort fordert auch eine besondere Nesthygiene. Die heute vorkommenden Vogelgruppen zeigen verschiedene Einrichtungen:

1. Normalkot, aber eine Verhaltensänderung des Jungvogels, der sich zur Entleerung stets so wendet, dass der Kotstrahl über den Nestrand hinaus gerichtet ist (Reiher, Falkenvögel, Ruderfüsser). Die Jungen von *Caprimulgus* setzen den Kot in einem Ring um den Ort ab, der Nestvalenz hat. Die Altvögel sind unbeteiligt.

2. Transitorische Funktionsanpassung des Enddarms und der Kloake, die dem Kot so viel Wasser entziehen, dass er während des Nestlebens im Neste sofort trocknet und eine krümelige Unterlage für die Jungen bildet. Mit dem Verlassen des Nestes hört diese postembryonale Funktion sehr plötzlich auf und wird von normaler Kotentleerung abgelöst. Auch hier sind die Altvögel unbeteiligt. Dieser Modus ist mir nur bei Papageien bekannt und bezeugt ihre weitgehende Sonderevolution.

3. Die transitorische Funktion der Nesthygiene erfasst Jung- und Altvogel bei vielen Coraciomorphen, insbesondere bei den Passeres: im Jungvogel ist eine postembryonale Sonderfunktion ausgebildet, indem der Kot von einer festen Schleimhülle umgeben wird, die ihn zu einer transportfähigen Pille macht, der wohl auch ein Reizwert zukommt. Die Pille wird durch eine mit dem Fütterungsakt gekoppelte Drehung um 180° dem Alt-

vogel präsentiert. Der Altvogel verfügt über ein Abwarteverhalten (nach dem Füttern), ferner trägt er den Kot weg oder frisst ihn in manchen Phasen auch auf. Die Evolution kompliziertester Nestbauten ist von der Entstehung dieser zusätzlichen nesthygienischen Funktionen im Alt- und Jungvogel abhängig.

Wie sehr die Altvögel auf die Farbe der Kotballen eingestellt sein können, zeigen die Experimente von Smith (1942) mit künstlichen, gefärbten Exkrementen. Das Weibchen einer gelben Bachstelze wies im Wahlversuch alle Farben ab ausser dem Weiss, während

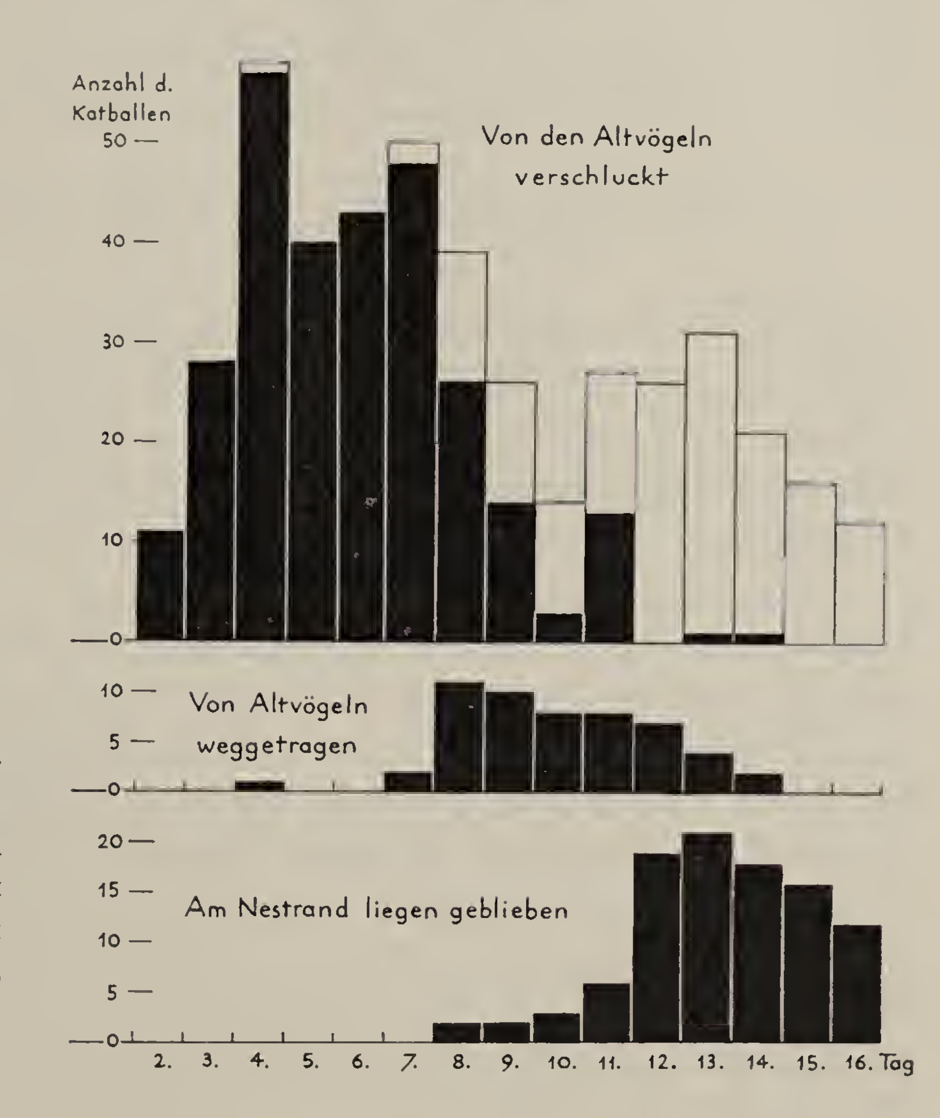


Abbildung 5. Nesthygiene bei *Carduelis carduelis* (nach den Zahlen von Conder, 1948, zusammengestellt): Allmähliches Aufhören des Verschluckens und Wegtragens von Kot durch die Eltern. Im obersten Diagramm ist die Gesamtzahl der Kotballen pro Tag als weisse Säule dargestellt.

das Männchen sämtliche Farbtypen von angebotenen Kotmodellen wegtrug. Vielleicht entspricht dieser Kontrast der Reaktion der verschiedenen Anteilnahme der Geschlechter an der Brutfürsorge.

Die Varianten der Nesthygiene sind noch immer ungenügend bekannt. Ein Einzelbeispiel mag zeigen, wie vorsichtig wir mit allgemeinen Feststellungen sein müssen und wie viele Nuancen zu erwarten sind. Für die Gruppe der Carduelinae (als Subfamilie der Ploceidae; Tordoff, 1954) wird als Charakteristikum angegeben, dass sie «ihr Nest verschmutzen». Dasselbe gilt für die Estrildinae. Diese Bemerkungen könnten als das Fehlen einer Verhaltensweise gedeutet werden, welche im allgemeinen für Passeriformes typisch ist. Eine sorgfältige Prüfung ergibt für *Carduelis c. carduelis*, den europäischen Distelfinken, folgende Verhältnisse (nach den Beobachtungen von Conder, 1948) (Abb. 5). In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen wird völlig typische Nesthygiene getrieben. Bis zum 8. Tag wird der Kot verschluckt, vom 8./9. bis 14./15. Tag wird er vorwiegend abtransportiert; nach dem 12. Tag nicht mehr verschluckt. Dann

aber verliert sich die Beziehung der Altvögel zum Kot, vom 10. Tag an bleiben 21% der Kotballen am Nestrand liegen, am 14. Tag 85%, am 15. Tag der Gesamtkot! Mit dieser Umstellung entwickelt sich aber auch das Verhalten der Jungen: sie heben ihre Kloake in der zweiten Hälfte der Nestzeit mit kräftigen Bewegungen über den Nestrand empor, um den Kot auf den Rand abzulegen. Es handelt sich also bei *Carduelis c. carduelis* nicht um ein «Verschmutzen des Nestes», sondern um eine besondere Nuancierung des Verhaltens von Alt- und Jungvogel. Dieser Aspekt der Brutpflege verdient grössere Beachtung. Der Offenbrüter kann eine derartige Veränderung der Verschränkung von Alt- und Jungtier entwickeln; dem typischen Höhlenbrüter wäre die Umstellung nicht möglich, weil ja die Hilfe bei der Kotabgabe bis zum Schluss der Nestzeit erfolgen muss.

5. Die evolutive Position der Vogelontogenese innerhalb der Amniota

Nesthocker und Nestflüchter gibt es bei Vögeln und Säugern. Die ökologischen Entsprechungen in Gestaltung und Verhalten sind so auffällig, dass man nur allzu leicht dazu neigt, diese beiden Jugendzustände einander gleichzusetzen und in ihnen eine evolutive Entsprechung zu sehen. In Wirklichkeit sind aber die ökologisch in manchem sich entsprechenden Zustände bei Vögeln und Säugern von ganz verschiedenem Rang (Portmann, 1939; Weber, 1950).

1. Die Nesthocker bei Säugern zeigen in der Art, wie sie ihre Sinnesorgane auf den frühen Geburtsmoment hin verschliessen, eine besondere Struktur: der Lidverschluss wie der äussere Ohrverschluss erfolgen durch volle epidermale Verwachsung. Bei Vögeln dagegen geschieht der Verschluss lediglich durch enges Aneinanderlegen der äussersten Hornhautschichten in einer Art Verklebung durch Kontakt.

2. Die Nestflüchter bei Vögeln zeigen in der embryonalen Entwicklung eine eindeutig direkte Entwicklung der Augen- und Ohrregion – es fehlt jede Andeutung eines Verschlusses dieser Sinnesorgane. Dieser ist ein Sondermerkmal der Nesthocker, die damit ein weiteres sekundäres Merkmal zeigen. Bei den Säugern dagegen erfolgt in der uterinen Entwicklung der Nestflüchter eine Phase des transitorischen Verschlusses von Augenlidern und Ohren, die sich eindeutig als eine Rekapitulation des Nesthockerzustandes dokumentiert und auf ein genetisch verankertes frühes Geburtsstadium hinweist, das aber von der Nestflüchterstufe uterin durchlaufen wird. Damit erweist sich beim Säuger der Zustand des Nestflüchters als der sekundäre.

In die gleiche Richtung weist die Tatsache, dass – von wenigen Ausnahmen wie Kiwis abgesehen – bei Vögeln der Nestflüchterzustand mit der primitiven hohen Zahl von Jungen korreliert ist, während ihm bei Säugern nur bei wenigen archaischen Huftieren 4–6, sonst fast ausnahmslos die reduzierten Jungenzahlen 2–1 zugeordnet sind.

6. Ontogenese und Zerebralisation

Die vergleichende Untersuchung der Ontogenese forderte eine Prüfung der evolutiven Differenzierung der verschiedenen Vogelgruppen, wie sie ja auch in den verschiedenen Stammbaumschemata immer wieder versucht worden ist. Es galt vor allem zwei Erscheinungen unterscheiden zu lernen: einerseits die Anpassungstypen, welche den verschiedenen ökologischen Möglichkeiten zugeordnet sind, die aber in der Gehirn-

entwicklung nicht sehr differieren, und anderseits Formen verschiedenen Elevationsgrades, die sich – unbekümmert um ihre ökologische Zuordnung – im Rang der Zerebralisation unterscheiden. Zu diesem Zwecke haben wir eine Bestimmung des Zerebralisationsgrades durchgeführt, die bereits 1946/47 ausführlicher dargelegt worden ist. Unsere Methode intrazerebraler Indizes hat inzwischen auch für Säuger eine erste Bewährungsprobe bestanden (Wirz, 1950). Diese Indizes erlauben auf Grund des Ausbildungsgrades die grossen Verwandtschaftsgruppen in Stufen steigender Zerebralisation zu ordnen, wie sie in der Übersicht (Tabelle 2) erscheinen. Die Bestimmung der Gehirnindizes hat einen Einblick in die möglichen Evolutionsprozesse gestattet: Meine eigenen ersten Versuche der Ontogeneseordnung waren noch allzusehr mit der Hypothese belastet, Nestflüchter und Nesthocker seien in einfacher Korrelation dem niederen und höheren Evolutionsgrade zugeordnet. Die Bestimmung der Gehirnindizes ermöglichte eine nuancierte Gliederung.

Verteilen wir auf diese Stufen der Zerebralisation die beiden Typen der Ontogenese, deren auffälligster Ausdruck Nestflüchter- und Nesthockerausbildung sind, so ergibt sich ein wichtiger Einblick. 1. Nestflüchter sind auf die Stufen unter dem Hemisphärenindex 10 beschränkt. 2. Nesthocker dagegen kommen bei sämtlichen Zerebralisationsgraden vor. 3. Die höchste Stufe der Hemisphärenindizes über 10 weist ausschliesslich diesen Typus der Nesthocker auf.

Der Zustand des Nesthockers lässt sich für Vögel klar als der sekundäre, der evolutiv spätere Ontogenesetypus nachweisen. Die Tatsache, dass dieser evoluiertere Modus auch bei niedriger Zerebralisation vorkommt (so bei Macrochires, Meropes, Coraciae), lässt sich nur so verstehen, dass in der Phylogenese der Vögel der Ontogenesemodus die sekundäre Entwicklungsstufe erreicht hat, bevor die höhere Hirnausbildung einsetzt.

TABELLE 2

Hemisphärenindizes bei Vögeln und Reptilien (bei Vögeln Mittelwerte für Gruppen)

	1	4	8	12	16
Psittaci	—	—	—	14,95	
Striges	—	—	—	14,53	
Corvidae	—	—	—	14,60	
Pici	—	—	—	12,53	
Paridae	—	—	8,06	—	
Sphenisci	—	—	9,31	—	
Steganopodes	—	—	9,71	—	
Accipitres	—	—	8,52	—	
Gressores	—	6,85	—	—	
Anseres	—	5,70	—	—	
Struthiones	—	4,27	—	—	
Casuarii	—	4,18	—	—	
Ralli	—	5,54	—	—	
Laro-Limicolae	—	5,16	—	—	
Columbae	3,52	—	—	—	
Galli	2,93	—	—	—	
Lacerta agilis	1,0	—	—	—	
Tropidonotus natrix	1,0	—	—	—	

Zuerst werden in einzelnen Gruppen die Schritte zur abhängigen Jugendform getan, die zu intensiverer Verschränkung von Alt- und Jungtier führen; erst dann folgen die Veränderungen, die den Zerebralisationsgrad erhöhen. Die Tatsache, dass nur bei Nesthockerentwicklung die höchsten Stufen der Hirnausbildung (Hemisphärenindex über 10) erreicht werden, spricht dafür, dass diese höchste Stufe auf der Voraussetzung des abhängigen Ontogenesemodus aufbaut. Die Evolution des Ontogenesetypus geht der höheren Zerebralisation voraus (Regel der evolutiven Präzedenz der Ontogenese, PORTMANN, 1952; WIRZ, 1954). Der Ontogenesetypus mit Nesthockern erscheint im Sinne von L. CUÉNOT als eine Präadaptation für die höhere Hirnausbildung. Die Tabelle 3 zeigt für Piciformes und für Oscines, wie bei gleichem Ontogenesetypus verschiedene Grade der Zerebralisation verwirklicht sind.

TABELLE 3

Indexgruppen für Vögel

	Stammrest	Mittelhirn	Kleinhirn	Hemisphären
Jynx torquilla	1,21	0,82	0,86	4,625
Dendrocopos medius	1,56	1,04	1,63	11,04
Muscicapa striata	1,13	0,84	0,97	4,28
Parus major	1,44	1,17	1,09	8,92

7. Allgemeines zur Evolution der Brutpflege

Überblicken wir die einigermassen gesicherten Vorstellungen von der Phylogenie der Vögel, so müssen wir Reptilienzustände als basal, als primär ansehen. Dies gilt nicht nur für die morphologischen Merkmale, sondern auch für das Verhalten. Minimale Beteiligung der Eltern an der Brutfürsorge ist der für Kriechtiere typische Zustand; dieser sehr geringe Anteil wird ausnahmslos vom weiblichen Reptil geleistet. Er beschränkt sich fast immer auf das Suchen eines geeigneten Ortes für die Eiablage. Schildkröten liefern eine einmalige Wasserabgabe an die bereits abgelegten Eier. Nur in wenigen Fällen gibt es eine Bewachung und Betreuung des Nestes, das etwa bei Krokodilen dauernd mit Feuchtigkeit versorgt wird. Der Fall des Bebrütens durch die weibliche Python ist eine völlig alleinstehende Ausnahme.

Wir müssen annehmen, dass sich die intensive Beteiligung der Eltern an der Brutpflege bei den Vögeln sekundär entwickelt hat. Unter «Beteiligung der Eltern» dürfen wir aber nicht etwas Einheitliches verstehen, sondern müssen die Verschiedenheit der Ausformung dieser Brutpflege in den einzelnen Gruppen, vor allem die Unterschiede der Verschränkung von Alt- und Jungvogel, berücksichtigen. Auf welcher Stufe der Evolution die intensivere Fürsorge einsetzt, ist ein Problem, zu dessen Lösung die hier folgenden Bemerkungen beitragen möchten.

S. CH. KENDEIGH (1952) hat in einer umfassenden Studie die gegenwärtig bekannten Tatsachen über die Beteiligung der Eltern am Brutgeschäft zusammengestellt, und die spätere Arbeit wird sich auf diese sorgfältige Übersicht stützen müssen. Gerade wegen

der Bedeutung von Kendeighs Überblick füge ich hier einige Bemerkungen bei, die als eine Erweiterung dieser grundlegenden Arbeit gedacht sind.

Kendeigh kommt auf Grund statistischer Erwägungen zum Schluss, dass die Beteiligung beider Geschlechter an Brut und Aufzucht der Jungen der primäre, basale Modus der Vögel sei. Die weite Verbreitung bei den verschiedensten Gruppen gilt ihm als der Beweis für eine ursprüngliche Disposition (S. 279). Primäre Beteiligung beider Geschlechter am Brutgeschäft erscheint Kendeigh wahrscheinlicher als die Annahme einer mehrfachen parallelen Evolution dieser Eigenschaft. Dagegen nimmt er als selbstverständlich an, dass sich die «Inversion» der Brutpflege, das heisst die allein vom Männchen durchgeführte Fürsorge, mehrmals selbständig und doch gleichwertig in verschiedenen Gruppen geformt habe. Ich bin überzeugt, dass diese letztere Annahme richtig ist, und möchte dieselbe Möglichkeit auch für die Beteiligung beider Geschlechter offenlassen.

Die Tatsache der statistischen Häufigkeit eines Merkmals darf auf keinen Fall in der Lebensforschung als Argument für sein Vorkommen bei der Ahnenform dienen. Die Ausnahmesituation von *Archaeopteryx* hätte in ihrer Einmaligkeit in diesem Fall einen schweren Stand gegen die Masse der übrigen Vögel. Die phylogenetische Argumentation muss stets auch qualitativ vorgehen, das heisst, sie muss die evolutive Wertigkeit der einzelnen Merkmale feststellen. So wie wir dem einen und einzigen Sonderfall von *Archaeopteryx* auf Grund morphologischer Erwägungen eine ganz besonders fundamentale Rolle zuordnen müssen, so werden wir auch auf Grund aller qualitativen Momente manchen Arten der Gattung *Megapodius* eine besonders reptilienhafte und damit basale Ontogenese zuerkennen müssen. Das Einmalige dieses besonderen Modus wird durch die evolutive Wertigkeit der Merkmale zu einem Beispiel primärer Zustände. Die Evolution der Brutpflege innerhalb der Gruppe der Grossfusshühner ist eigene Wege gegangen und hat zur Ausbildung komplizierterer Brutöfen mit besonderer Arbeitsteilung der Geschlechter geführt. Gerade diese am meisten studierten Fälle stellen nicht den reptiliennahen Grundtypus dar.

Auf Grund solcher qualitativer Merkmale stelle ich hier die mir wahrscheinlichste Evolution der Brutpflege als Basis der Diskussion und als Ergänzung zur Studie von Kendeigh zusammen.

Zu den Reptilienzügen der Ontogenese wird man wohl die Bevorzugung des weiblichen Geschlechts als Träger der Brutpflege zählen müssen. Das Brüten der Weibchen und das Führen der Jungen durch das Weibchen müssen als Stufe aufgefasst werden, welche auf die völlige Vernachlässigung der Jungtiere nach der Eiablage (*Megapodius*-Stufe) folgt. Dass gerade Hühnervögel diesen Typus aufweisen, erscheint mir sehr bedeutsam. Auch unter Enten, wo der männliche Vogel mitwirkt, ist durch die Arbeitsteilung die eigentliche Brutfürsorge deutlich zu einer Angelegenheit des Weibchens geworden. Die primäre Mutterfamilie ist hier zu einem Sonderfall erweitert, den Peters (1950) als die Mann-Mutter-Familie bezeichnet hat, um die periphere Anwesenheit des Erpels hervorzuheben. Die vielen Fälle, wo das Männchen dem Weibchen Nahrung bringt, stellen einen nächsten Schritt dar, wobei immer noch wesentliche Züge der eigentlichen Brutpflege nur dem Weibchen zukommen.

Da wo wir reine Inversion der Brutpflegerollen, das heisst männliche Brutfürsorge,

finden (Emu, Kasuar, Tinamus usw.), handelt es sich stets um Brüten und Führen und Wärmen der Jungen sowie um Anregung zu eigener Nahrungssuche der Kinder, nie um die komplizierteren Verschränkungen des Verhaltens von Eltern und Jungvögeln, wie sie bei Nesthockern vorkommen. Diese letzteren müssen alle als sekundär, als höhere Evolutionsstufe betrachtet werden. Dass diese innigere Beziehung weitgehend unabhängig bei verschiedenen Gruppen entstanden ist, wird schon durch die ganz besondere Einrichtung der Nesthygiene bei Papageien, durch die sehr abweichende Organisation der Schnabelwulstbildungen bei Spechtartigen und Passerinen bezeugt. Auch die unabhängige Entwicklung sehr ähnlicher Schnabelwülste bei Jungvögeln der Cuculi, der Upupinae und Passeres lässt sich als parallele Evolution der ontogenetischen Merkmale verstehen. Die gruppentypische Selbständigkeit der Brutpflegeevolution wird auch von den Tauben demonstriert, bei denen in beiden Geschlechtern die eigenartige Kropfmilchbildung als Sondermerkmal der Ontogenese entstanden ist.

Es darf, wie wir vorhin schon erwähnten, als wahrscheinlich gelten, dass die Evolution des Ontogenesemodus der Gehirnevolution vorangeht. Zuerst ist in den verschiedensten Ahnengruppen der Nestflüchterzustand in eine Nesthockerform umgebildet worden. Die «Platzhocker», wie sie PETERS genannt hat, dunenbekleidete Nesthocker von Nestflüchterausbildung, zeigen den Übergang. Es hat den Anschein, als ob die Wandlung des Verhaltens der Ausbildung der übrigen Organisation vorangegangen sei: Die Ontogenese der Caprimulgi, die der Laridae zeigt drastische Beispiele dieser «nesthockenden Nestflüchter», wie ich sie 1935 bezeichnet hatte.

Der Evolutionsprozess hat in manchen Etappen stärker die ontogenetischen Verhältnisse umgeformt, in anderen Perioden dagegen tiefer die Gestaltung und das Verhalten der Reifeform modifiziert. Die extreme Differenzierung der Reifeformen der Oscines bei erstaunlicher Uniformität der Jugendzustände zeugt davon, wie früh und radikal in der Vorgeschichte dieser Gruppe die Ontogenese evoluiert haben muss. Die Entsprechung der Ontogenese bei Tubinares und Sphenisci bei extremer Verschiedenheit der Adultformen bezeugt dasselbe. Auch der verschiedenen Ausformung der Limicolae, Otides, Gruiformes und ihrer Verwandten steht eine erstaunliche Gleichförmigkeit des Ontogenesetypus gegenüber. Einen Blick in die Umbildung der Ontogenese gewährt uns die Grossgruppe der Galliformes: bei grosser Gleichförmigkeit der Reifegestalten sind auffällig verschiedene Ontogenesestufen erhalten geblieben: reptilienartiger Typus bei Megapodiden, extrem komplizierte Brutofentechnik bei den höheren Stufen dieser Gruppe, dann wieder Brutfleck, Brüten und Dunenkleid der Jungen bei den eigentlichen Phasianinae. Auch der Vergleich von Möwen und Seeschwalben zeigt Stufung der Ontogenese: die jungen Seeschwalben sind in Platzhockertum und in der Ausbildung einer besonderen Art des Sperrens weiter umgeformte Jungvögel als die der Möwen.

Je eingehender die Evolution der Ontogenese untersucht wird, um so mehr Merkmale werden hervortreten, die geeignet sind, die Zusammenhänge zwischen den Vogelgruppen deutlicher zu machen. Damit arbeitet die vergleichende Erforschung der Entwicklungsperiode wesentlich mit an der Erkenntnis einer Verwandtschaft, die uns in vielen wichtigen Einzelheiten noch immer dunkel ist. Die Evolution der Ontogenese erweist sich als ein aufschlussreiches Glied in der Stammesentwicklung der Vögel.

LITERATUR

Arn, H. (1945): *Zur Biologie des Alpenseglers, Micropus melba melba* (L.). Schweiz. Arch. Orn. *2:* 137–184.

Burckhardt, D. (1954): *Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker*. Rev. suisse Zool. *61:* 551–632.

Bussmann, J. (1941): *Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie des Wendehalses* (*Jynx torquilla torquilla* L.). Schweiz. Arch. Orn. *1:* 467–480.

– (1944): *Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie des Grauspechts*. Schweiz. Arch. Orn. *2:* 105–136.

Conder, P. J. (1948): *The Breeding Biology and Behaviour of the Continental Goldfinch, Carduelis c. carduelis*. Ibis *90:* 493–525.

Fritz, W. (1949): *Vergleichende Studien über den Anteil von Striatumteilen am Hemisphärenvolumen des Vogelhirns*. Rev. suisse Zool. *56:* 461–491.

Gerber, A. (1939): *Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae*. Rev. suisse Zool. *46:* 161–324.

Kendeigh, S. Ch. (1952): *Parental Care and its Evolution in Birds*. Illinois Biol. Monogr. *12:* Nr. 1–3.

Kocher, C. (1948): *Das Wachstum des Gehirns beim Alpensegler, Micropus m. melba* L. Rev. suisse Zool. *55:* 57–116.

Peters, H. M. (1950): *Zum Problem der Gemeinschaft in der Tiersoziologie*. Studium Generale 3.

Portmann, A. (1935): *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem*. Acta Biotheoretica Leiden *1:* 59–90.

– (1937): *Beobachtungen über die postembryonale Entwicklung des Rosenpelikans*. Rev. suisse Zool. *44:* 363–370.

– (1938): *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel*. Rev. suisse Zool. *45:* 273–348.

– (1939): *Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern*. Rev. suisse Zool. *46:* 385–390.

– (1942): *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit*. Rev. suisse Zool. *49:* 169–185.

– (1944): *Jugendentwicklung und Rangstufe bei höheren Wirbeltieren, mit Ausblicken auf die Sonderstellung der menschlichen Entwicklung*. Leben und Umwelt *1* (2): 1–11.

– (1945): *Die postembryonale Entwicklung des Graureihers* (*Ardea cinerea* L.) *und ihre vergleichend-biologische Bedeutung*. Schweiz. Arch. Orn. *2:* 137–184.

– (1946): *Etudes sur la Cérébralisation chez les Oiseaux*. (I.) Alauda *14:* 2–20.

– (1947): *Etudes sur la Cérébralisation chez les Oiseaux*. (II/III.) Alauda *15:* 1–15, 161–171.

– (1952): *Die allgemeine Bedeutung der Cerebralisations-Studien*. Bull. schweiz. Akad. Med. Wiss. *8:* 253–262.

Schifferli, A. (1948): *Über Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star*. Rev. suisse Zool. *55:* 117–212.

Smith, S. (1942): *Colour Awareness in the Yellow Wagtail and Meadow-Pipit*. Nature *150:* 376.

Sutter, E. (1941): *Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie des Wendehalses* (*Jynx torquilla torquilla* L.). Schweiz. Arch. Orn. *1:* 481–508.

– (1950): *Growth and Differenciation of the Brain in Nidifugous and Nidicolous Birds*. Proc. Xth Int. Orn. Congr. Uppsala: 635–644.

Tordoff, H. B. (1954): *A Systematic Study of the Avian Family Fringillidae, Based on the Structure of the Skull*. Miscell. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan *81:* 1–*41*.

Verne, J., Bourlière, F., und Deramond, M. (1953): *Sur le développement post-embryonnaire de la cortico-surrénale chez les Oiseaux*. C. r. Soc. Biol. Paris *146:* 1859.

Wackernagel, H. (1954): *Der Schnabelwulst des Stars* (*Sturnus vulgaris* L.). Rev. suisse Zool. *61:* 9–82.

Weber, R. (1950): *Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten*. Rev. suisse Zool. *57:* 16–108.

Wirz, K. (1954): *Die Ontogenese und Cerebralisation bei Eutheria*. Acta Anatomica Basel *20:* 318–329.



II.

SYMPOSIUM

VISIBLE MIGRATION

SICHTBARER VOGELZUG

MIGRATION VISIBLE

Allgemeine Prinzipien des Vogelzuges

H. FREIHERR GEYR VON SCHWEPPENBURG

Eicks, Deutschland

Wenn man sich über den Vogelzug unterhalten will, müssen gewisse Begriffe, die seine Grundlagen betreffen, eindeutig geklärt sein, sonst gibt es Verwirrung in Theorie und Praxis.

Wir nehmen heute an, dass dem Zugvogel die Fähigkeit angeboren ist, im ersten Herbste seines Lebens – allgemeiner: beim ersten Wegzuge – ohne jede Erfahrung in einer bestimmten Kompassrichtung wegzuziehen, um irgendwo in dieser Richtung eine geeignete Winterherberge, ein artgemässes Ruheziel zu finden. Wir nennen diese angeborene Richtung Primärrichtung, standard direction. Sie dürfte in vielen Fällen geradeaus gerichtet sein, kann aber auch gebrochen, gewinkelt sein oder in einer Kurve verlaufen.

Damit das Fliegen in dieser Richtung für den Zugvogel zu einem guten Ende führt, darf der Primärweg nicht *irgendwo* ausgeflogen werden, er muss vielmehr eine bestimmte geographische Lage haben. Er muss von der *Heimat*, von dem *Brutgebiet* des Jungvogels bzw. seiner Eltern ausgehen. (Auf die Fragen, die sich hierbei aus dem Zwischenzuge ergeben, soll hier nicht näher eingegangen werden.) Nur *diese* in geographisch nicht zu enger Begrenzung ausgeflogene Primärrichtung ergibt den *Primärweg*. Andere Wege, die vom Vogel im Ablaufe des Wegzuges zwar in Primärrichtung, aber geographisch nicht richtig gelegen geflogen werden, sind keine eigentlichen Primärwege, sondern *Parallelen* zu diesen. Je nach den geographischen Gegebenheiten können auch diese Primärparallelen zu einem guten Ende führen. Sie können dem Vogel aber auch den Untergang bringen, wenn sie zum Beispiel ins weite Meer führen. Das kann allerdings ausnahmsweise auch bei richtiger Lage vorkommen, wenn ein Vogel länger und weiter zieht, als er «soll».

Jeder Feldornithologe weiss nun aber, dass der am Tage ziehende Vogel keineswegs immer in Primärrichtung auf Primärwegen oder Primärparallelen zieht. Er wird vielmehr nicht selten durch mancherlei Umstände veranlasst, von der Primärrichtung abzuweichen und sich durch topographische Ausformungen der Erdoberfläche von der Primärrichtung ableiten zu lassen. Wir sprechen dann von *Leitlinien*, «leading lines» (THOMSON).

Der Begriff der Leitlinie zeigt in der Literatur manchmal Unklarheiten, und es scheint, dass er, wie mir kürzlich ein bekannter Zugforscher schrieb, bisweilen nur halb verstanden wurde. – Wenn der Zugvogel seinen Weg auf eine Leitlinie verlegt, so tut er damit wohl immer etwas, was ihm zur Zeit aus irgendeinem Grunde angenehmer oder weniger unangenehm ist als das weitere Fliegen in Primärrichtung. Die Leitlinie bedeutet ihm dann den Ausweg aus physischen und psychischen Schwierigkeiten verschiedener Art. Er folgt mit der Leitlinie einer Richtung, die ihm in seiner derzeitigen Um- und Innen-

welt den geringsten Widerstand leistet. Die Leitlinie selbst, der er folgt, bedeutet für den Vogel daher *niemals* ein Hindernis, wohl aber folgt er einer Leitlinie, um Hindernissen physischer oder psychischer Art auszuweichen oder sie zu umgehen. Der ziehende Buchfink zum Beispiel lässt sich durch eine Küstenlinie ableiten, um dem Meere, dem grossen Wasser, auszuweichen; er folgt einem Waldsaume, um nicht über das freie Feld fliegen zu müssen. Er wählt von zwei Übeln das kleinere, er wählt den längeren Weg, um über einem Gelände bleiben zu können, das ihm vertraut und gewohnt, kurz: das ihm angenehmer als Wasser und freies Feld ist.

Nicht ganz selten werden Leitlinien aber auch darum aufgesucht, weil sie *unmittelbare Vorteile* bieten. Solche Leitlinien können sehr wohl einmal in Primärrichtung liegen, doch ist das dann eher ein Zufall. Raubvögel lassen sich von den Aufwinden längs eines Höhenrückens leiten, Möwen ziehen oft aus gleichem Grunde längs Meeresküsten. Erst kürzlich wieder hat MEINERTZHAGEN (1954) höchst interessante Beobachtungen über derartige Leitlinien veröffentlicht: Im April 1953 beobachtete er, wie grosse Mengen von Störchen, Möwen und Raubvögeln die thermische Leitlinie des Golfs von Akabah, des Arabahtales, der Senke des Toten Meeres und der Jordanspalte benutzten, um bei scharfem Gegenwinde in die Höhe zu steigen und dann unter Ausnutzung günstigeren Windes nach Norden zu ziehen. Durch WAGNER wissen wir, dass an der Küste Mexikos die Schwalbe *Stelgidopteryx ruficollis* nicht nur so im allgemeinen der Küste als Leitlinie folgt, sondern genau der Brandungslinie entlang zieht, deren Aufwind auch von den dort heimischen Pelikanen ausgenutzt wird.

Nicht richtig ist es, mit dem Begriff der Leitlinie den einer *Stauung* zu verbinden. Eine Stauung führt bei dem in Bewegung befindlichen Einzeldinge, mag dies nun ein Wassermolekül oder ein Einzelvogel sein, zunächst einen statischen Zustand, einen Zustand des Ruhens und Stillstehens herbei. Wenn es *viele* in Bewegung befindliche Einzelteile sind, ein Strom etwa von Wasser oder von Zugvögeln, so kommt es zu einer ständig grösser werdenden *Ansammlung* von ruhendem Wasser oder nicht weiterfliegenden Vögeln, zu einer richtigen Stauung also.

Eine Leitlinie *staut* nun *niemals*. Im Gegenteil: sie *verhindert* Ansammlungen und leitet den Zugstrom ohne Aufenthalt in anderer Richtung *weiter*, sie hält den Zug in Bewegung und stetem Fortgang. Unterbrechung der Fortbewegung, Ansammlung, Stauung entstehen nur dann, wenn Leitlinien unvollkommen sind, wie bei Inselreihen, oder plötzlich aufhören, wie am Ende von Halbinseln. Stauungen, Ansammlungen können auch an *Leitpunkten* (siehe GEYR, 1937, S. 104; 1949, S. 226) entstehen, zum Beispiel auf einer einzelnen Insel, welche die Zugvögel aus dem Meere angezogen und auf sich zu geleitet hat. Das sind dann Vögel, die sich scheuen, wieder sogleich auf das Meer hinauszufliegen. Das *Meer* übt hier eine *stauende* Wirkung aus und würde es auch sonst tun, wenn es in seiner Küste keine Leitlinien hätte. *Das Meer ist ein Hindernis, nicht die Leitlinie!*

Wie unrichtig die Verbindung des Begriffes der Stauung mit dem der Leitlinie ist, zeigt auch die Tatsache, dass Vögel, wie bekannt, nicht selten vom Wasser aus einer Küstenleitlinie zufliegen, also gerade das Gegenteil von dem tun, was man unter Stauen versteht. So fliegen Nebelkrähen über das Meer hin dem Abschlussdeiche der Zuidersee zu, und Bussarde und Sperber streben nicht selten, wie wir durch RUDEBECK wissen, vom Meer aus in einem Winkel von 90° der Südküste Schwedens zu, wenn sie zu weit auf die

offene See geraten sind. Auch auf Leitlinien, die vom Zugvogel der Thermik wegen aufgesucht werden, passt der Begriff der Stauung in keiner Weise. – Ein besonders schönes Beispiel dafür, dass eine Leitlinie weder ein Hindernis noch eine Stauung bedeutet, verdanken wir WILLIAMSON (THOMSON, 1953): Während des Krieges beobachtete er im Mittelmeer, wie ein Schwarm kleiner Vögel einem Geleitzuge zuflog, ihn begleitete und sogar seinen Zickzackkurs mitmachte. Die Schiffe kamen diesen Vögeln vor wie eine Reihe von Inseln, wie Land, dessen bewegliche Küste sie aufsuchten und durch die sie sich leiten liessen, um bei dem ihnen Angenehmen bleiben zu können.

Nicht richtig ist es auch, mit der Leitlinie die Vorstellung des immer *massenhaften* Ziehens zu verbinden. Naturgemäss werden Leitlinien oft von grossen Mengen von Zugvögeln zur gleichen Zeit beflogen, so dass dort ein Massenzugweg in Erscheinung tritt. Zum Wesen einer Leitlinie gehört das aber nicht, und eine Leitlinie würde zum Beispiel die schwedische Südküste auch dann noch sein, wenn der letzte Bussard Skandinaviens an ihr entlangziehen würde.

Leitlinien führen den Zugvogel nur in sehr seltenen Fällen auf dem *kürzesten* Weg zu den Ruhezielen, aber sie dienen dennoch der *Erhaltung* der Art. Der Vogel macht zwar einen Umweg, aber er bleibt in einem Lebensraume, der ihm einigermassen gewohnt ist, in dem er also vor Gefährdungen mannigfacher Art besser geschützt ist und in dem Katastrophen nicht oder weniger leicht eintreten können. Der Nutzen thermischer Leitlinien im Hinblick auf den Kräftehaushalt segelnder Grossvögel ist offenkundig. Nachteilig kann die Benutzung von Leitlinien, namentlich von Küsten, dem Landvogel dann werden, wenn er ihnen zu lange folgt, wenn er sich durch sie zu weit von seinem Primärwege ableiten lässt. Er kommt dann in Gefahr, die Primärrichtung zu spät wieder aufzunehmen und dann irgendwo im Meere zugrunde zu gehen.

In solchen Fällen kann dann ein drittes wesentliches Prinzip des Vogelzuges, das *Rückfindevermögen*, die *tertiäre Orientierung*, helfend eingreifen. Die *primäre* Orientierung, das Einschlagen einer bestimmten Kompassrichtung, ist, wie wir glauben, angeboren, die Benutzung von Leitlinien, die zur *sekundären* Orientierung gehört, ergibt sich aus vielfach zufälligen Umständen, und die dabei eingeschlagene Richtung ist in keiner Weise erblich festgelegt. Auch beim Rückfinden handelt es sich nicht um ein ererbtes Vermögen, eine festliegende Richtung einzuschlagen. Erblich ist hier die Fähigkeit des Vogels, einen Ort, an dem er schon einmal war und zu dem er zurückkehren «will», aus beliebiger Richtung auffinden zu können. Diese Fähigkeit ist also etwas anderes als die primäre Orientierung, wenn sie auch wie diese vielleicht teilweise mit Orientierung nach der Sonne arbeiten mag.

Das Rückfinden, die tertiäre Orientierung, ist beim alten und jungen Vogel namentlich beim Heimzuge von vermutlich grosser Bedeutung, in manchen Fällen vielleicht von ebenso grosser wie die auch dann in erster Linie wirksame primäre Orientierung. – Beim ersten Wegzuge kann der junge Vogel das Rückfindevermögen noch nicht ausnutzen, da er die Winterherberge, sein Ruheziel, noch nicht erlebt hat. Es wäre allerdings *möglich*, dass der junge Vogel ein angeborenes Gefühl für die Lage seines *Primärweges* hat und dass er sein Rückfindevermögen einsetzen könnte, um wieder Anschluss an diesen Primärweg zu finden. Beweise für eine solche Annahme scheinen allerdings bisher nicht vorzuliegen.

Am Beispiel der skandinavischen Buchfinken, über deren Zug wir namentlich durch Deelder unterrichtet sind, möchte ich versuchen, die Prinzipien der Orientierung noch etwas deutlicher zu machen. Im Grunde möchten diese Buchfinken ihre Heimat im Herbst gewiss «am liebsten» in der angeborenen Primärrichtung nach SW verlassen und über das Meer nach England hinüberfliegen, wo sie in Menge überwintern. Wenn sie Nachtzieher wären, würden sie das wahrscheinlich auch tun. So aber scheuen sie sich, aus ihren Wäldern gleich auf das weite Meer hinauszufliegen, das vielen von ihnen ganz unbekannt ist. Sie bleiben lieber beim Lande und lassen sich von der Küste südwärts ableiten. Wie weit sie sich leiten lassen, hängt von äusseren Umständen, namentlich dem Wetter, und weiter von inneren, der Stärke des Zugtriebes, ab. Wenn jene ungünstig sind und dieser schwach ist, werden sie der Küste lange folgen und erst weit im Süden irgendwo zur dänischen Küste hinüberfliegen.

Wie ich schon vor Jahren betonte (1928, 1933), liegen beim Leitlinienzuge des Landvogels Primärrichtung und Primärweg im allgemeinen seewärts – nur so hat es für ihn überhaupt «Sinn», einer Küste zu folgen. Für den Seevogel gilt das Umgekehrte, wenn nicht andere Gründe als Abneigung gegen das Land – Ernährung, Aufwinde – seinen Leitlinienzug längs Küsten bestimmen. Es kommen allerdings auch Fälle vor, in denen es unklar ist, warum ein Vogel einer Leitlinie folgt. Trägheit der Leitrichtung und das Streben, einer sich im Gelände klar abhebenden Linie zu folgen, bieten sich dann als Erklärung an.

Vom weiteren Verlaufe des Zuges der nordischen Finken längs der Küste wissen wir nicht recht, ob er in der Gegend der Elbmündung weiterhin der Südküste der Nordsee nach Westen hin folgt – und so dem Primär*wege* am nächsten bleibt – oder ob die Vögel in Primär*richtung* nach SW durch das Binnenland ziehen. Wahrscheinlich kommt beides vor. Jedenfalls gelangt der Fink so oder so schliesslich an die Westküste der Niederlande, um sich von ihr, wenn er nicht über das Meer sogleich nach England zieht, in südlicher Richtung weiterleiten zu lassen.

Wir müssen annehmen, dass auch der *junge* skandinavische Buchfink bei seinem Zuge längs der Küste Hollands das Gefühl hat, eigentlich müsse er in Primärrichtung nach SW ziehen. Vielleicht hat er auch die Empfindung: der Primärweg liegt weiter westlich. Beim älteren Vogel, der schon einmal in England überwintert hat, kommt das Gefühl hinzu, dass die früher erlebte Winterherberge nicht im Süden, sondern weiter «rechts», mehr im Westen, liegen müsse.

Diesem Drange nach Westen und Südwesten wird von den weit nach Süden gelangten Skandinaviern schliesslich nachgegeben, wenn den am Ostufer des Kanals entlangziehenden Finken die englische Küste sichtbar wird. Sie fliegen ihr dann zu. Wie wir durch van Dobben wissen, fliegen sie ihr bisweilen in NW-Richtung zu. Diese nach NW fliegend beobachteten Finken sind ganz sicher keine französischen Brutvögel, die in England überwintern wollen. Wenn es, wie wahrscheinlich, Skandinavier sind, dürfen wir bei ihnen aber auch nicht von einer nach NW weisenden Primärrichtungnahme sprechen, auch dann nicht, wenn das englische Ufer und seine Leitpunkte nicht sichtbar sind. Bei älteren Finken kann dieses Fliegen nach NW das Ergebnis des Rückfindestrebens sein, und jüngere könnten sich ihnen anschliessen. Primäre Orientierung in dieser Richtung scheint mir unwahrscheinlich.

Hinsichtlich der Feststellung von Primärrichtungen wäre zum Schluss noch folgendes zu betonen: Das Vorhandensein zahlreicher Inseln und Küsten, die in verschiedensten Richtungen verlaufen, ist nicht geeignet, uns einen klaren Einblick in die primäre Orientierungsweise des am Tage ziehenden Zugvogels zu geben. Wir wissen aus der Literatur, wie verwirrend das Durcheinander der Zugrichtungen in dem Schärengewimmel an der Südküste Finnlands ist. Leitlinien, Leitpunkte, Trägheit der Leitrichtung, Einflüsse des Windes, Rückzug, Umkehrzug, vielleicht Heimflucht vor dem grossen Wasser verhindern dort einen klaren Einblick in die Gründe für die beobachteten Zugrichtungen. Primärrichtungen kann man sicher nur in einem einigermassen störungsfreien Gelände und nach langer Beobachtung festlegen.

NACHSCHRIFT

Auf meinen Vortrag hin wurde ich in Basel gefragt, ob denn nicht Palméns Zugstrassen das gleiche seien wie die Leitlinien – bei nordischen Ornithologen finde man diese Ansicht. Da wohl nur wenige der jüngeren Zugforscher Palméns Buch (1876) gelesen haben, möchte ich hier kurz auf diese Frage eingehen (siehe auch Geyr, 1922).

Palmén versteht unter Zugstrassen nicht nur die zusammengefassten Zugwege längs Küsten und Flüssen. Wie aus zahlreichen Stellen seiner Arbeit hervorgeht, fällt darunter vielmehr jeder in bestimmter Himmelsrichtung vom einzelnen Vogel zurückgelegte Zugweg und überhaupt der räumliche Verlauf jeder Zugerscheinung, wenn sie sich nur regelmässig und jedes Jahr auf annähernd den gleichen Wegen und in der gleichen Richtung vollzieht. Als Gegensatz dazu ergibt sich aus seiner Darstellung eigentlich nur das in bezug auf Richtung und Zeit ganz regellose Wandern. Auch die Breitfront fällt bei Palmén *unter* den Begriff Zugstrasse.

Eine genaue Definition seiner Zugstrasse gibt Palmén nicht, gebraucht aber innerhalb weniger Seiten (zum Beispiel S. 193–195) eine Menge von Bezeichnungen, die *sämtlich* unter seine Zugstrasse, zum Teil aber auch unter den heutigen Begriff der Breiten Front fallen: Strasse, Zugstrasse, Strassennetz, Wege, Zugwege, Linien, Zuglinien, Gürtel, Bahnen, Hauptbahnen, Bahnnetz, Flächen.

Palmén selbst hat offenbar niemals Leitlinienzug beobachtet. Seine roten, ausgezogenen Zugstrassen beziehen sich nur auf Funde der auf Seite 49 aufgeführten hochnordischen Arten, von denen manche – Rothalsgans, Elfenbeinmöwe, Krabbentaucher – kaum jemals einen ausgesprochenen Leitlinienzug zeigen dürften. Auch verlaufen manche dieser roten Zugstrassen auf grossen Strecken über das offene Meer, wo es keine Leitlinien gibt.

Unsere Leitlinien von heute würden zum Teil unter Palméns «*Heerstrassen*» fallen, mit denen er sich erst am Ende seines Buches und nur ganz kurz befasst (S. 284ff.). Zur Klärung des Zugphänomens misst er ihnen wenig Bedeutung bei, wie aus folgenden Zitaten hervorgehen mag: «Es werden aber die verschiedenen Vogelarten, jede meistens auch in Massen, durch diese Hindernisse auf einen engen Raum zusammengedrängt, wo der Zug ungehindert stattfinden kann.» – «Bewogen durch die an solchen Heerstrassen so massenhaft auftretenden Vögel, sind die Forscher zu der Auffassung gekommen, dass der Nachweis und die Beobachtung ebensolcher Wege eine zweckmässige und besonders wichtige Einleitung zum Studium des Zugphänomens wäre, ...» – «Bei genauer Prüfung wird man aber finden, dass diese Heerstrassen einen so hohen Wert für die Ermittlung des Zugvorganges nicht besitzen». «Die verschiedenartigen Strassen, welche diese Heerstrassen zusammensetzen, weichen nämlich, gleich nachdem das Hindernis wegfällt oder wenn die Strassen sich gekreuzt haben, jede nach ihrem eigenen Prinzip wieder auseinander, ...» – «Diese massenhaft benutzten Heerstrassen sind also nur lokale Verbindungen der einzelnen wirklichen Zugstrassen, bilden aber selbst keine spezifischen Zugwege; sie sind sozusagen Kunstprodukte, welche nur durch Anhäufungen von besonders hindernden Bedingungen zustande gekommen sind.» – «Es sind zwar die Erscheinungen des reichen Vogelzuges an solchen Orten ausserordentlich interessant und aller Aufmerksamkeit wert, aber eben, für die Enträtselung der Zugstrassen und der damit zusammenhängenden Fragen sind sie bei unserer jetzigen Kenntnis nicht in

entsprechendem Grade wissenschaftlich instruktiv. Im Gegenteil, solange wir noch keinen sicheren Überblick über das Thema haben, wirken jene Erscheinungen auf unsere Auffassung verwirrend ein.»

Diese Proben aus PALMÉNS an sich sehr guten Ausführungen mögen genügen, um zu zeigen, dass seine Zugstrassen wirklich *nichts mit unseren Leitlinien zu tun haben.* Im Gegenteil: PALMÉN würde sich vermutlich sehr dagegen verwahrt haben, wenn man ihm zugemutet hätte, auf seiner roten Zugstrasse 𝕮 an der Südküste Schwedens Finken, Ringeltauben und Bussarde ziehen zu lassen, die der dortigen Leitlinie so zahlreich folgen. Eher könnte man schon nähere Beziehungen der Zugstrassen PALMÉNS zu den Primärrichtungen, Primärwegen und Primärparallelen finden, aber ganz stimmt auch ein solcher Vergleich nicht.

LITERATUR

DEELDER, C. L. (1949): *On the Autumn Migration of the Scandinavian Chaffinch* (*Fringilla c. coelebs* L.) Ardea *37:* 1–88.

DOBBEN, W. H. VAN (1944): *Vogeltrek aan het Kanaal.* Ardea *33:* 1–22.

DOBBEN, W. H. VAN, und MAKKINK, G. F. (1933): *Der Einfluss der Leitlinien auf die Richtung des Herbstzuges am niederländischen Wattenmeer.* Ardea *22:* 30–48.

GEYR VON SCHWEPPENBURG, H. FREIH. (1922): *Zur Theorie des Vogelzuges.* J. Orn. *70:* 361–385.

– (1929): «*Zugstrassen*» – *Leitlinien.* J. Orn. Festschr. Hartert, 17–32.

– (1933): *Zur Theorie der Leitlinie.* Ardea *22:* 83–92.

– (1937): *Storchzug, Zugwinkel, Normalrichtung.* Der Vogelzug *8:* 95–106.

– (1949): *Zur Theorie der Zugrichtung.* Ardea *36:* 219–257.

MEINERTZHAGEN, R. (1954): *Some Aspects of Spring Migration in Palestine.* Ibis *96:* 293–298.

PALMÉN, I. A. (1876): *Über die Zugstrassen der Vögel.* Leipzig.

RUDEBECK, G. (1950): *Studies on Bird Migration.* Vår Fågelvärld. Supplementum 1.

THOMSON, A. L. (1953): *The Study of the Visible Migration of Birds: An Introductory Review.* Ibis *95:* 165–180.

WAGNER, H. O. (1951): *Zugbeobachtungen an der Schwalbe Stelgidopteryx ruficollis in Mexiko.* Die Vogelwarte *16:* 59–62.

Topographical Concentration of Flight-Lines[1]

TORSTEN MALMBERG

Zoological Institute, Lund, Sweden

During the last few years there has been a tendency to stress, in the study of bird migration, the method of direct observation of migrating birds; and I think this is very important, for it cannot be denied that at times scientists have been inclined to disregard and neglect the material, old or new, collected by direct observation. It is true that this material must be treated with great critical skill and that other and more experimental methods have led to very interesting and valuable results, but it is also true that we have to-day for many species a very good recovery map for winter-quarters and halting-places without knowing much about how the actual migration is performed or how we should explain the often contrary evidence about it. It must be emphasized that it will never be possible to get a clear picture of bird migration and its mechanics if the migration phenomena are not under direct continous observation.

The topographical concentration of flight lines, the subject of this introduction, is one of the most striking features of this visible, directly observable migration, that especially in autumn leads to a spectacular crowding at certain places. I shall in what follows limit my comments on this interesting feature to a restricted area, the southernmost part of the Scandinavian peninsula. There is hardly anything new to be found in them, but I hope that they will nevertheless serve to start a discussion on a topic, well known from old times but astonishingly little treated even in the newest handbooks on bird migration.

It is now generally agreed that most birds from northern Europe migrate on a broad front towards SW in autumn, that is have a SW primary direction. This is the general principle, but the actual visible migration is the result of various factors which disturb this rather artificial scheme and make the lines converge. One of the chief factors is that most birds try to avoid, for as long as possible, flying over terrain that is strange to them. A consequence of this is the well-known effect of coastal lines, which often lead the flights in a direction deviating from the primary. The strength of attraction of these leading lines is the subject of the next speaker, but I hope that Dr. VAN DOBBEN will allow me to touch upon it shortly, as I find it nearly impossible to discuss the concentration effect without dealing with the attractive strength of the leading lines. In this connection I should like to propose, as a complement to "leading-line", the term "leading-point" (Leitpunkt according to GEYR VON SCHWEPPENBURG, 1933, 1949) for topographical phenomena like small islands as Heligoland or inland woods or mountains on a plain, without special extent or conducting effect in any direction but nevertheless leading the birds from vast regions to a concentration at the leading-point.

[1] Reports of the Falsterbo Bird Station No. 2.

It is quite clear that the sea serves as an effective barrier for most land-birds as does the land for sea-birds – I speak in the following of land-birds only –, and that the successive narrowing of the Swedish main-land towards the south is the primary cause of the enormous concentration at the southwesternmost Swedish point, the Falsterbo peninsula, where every autumn between 1 and 2 millions of diurnal migrants pass out over the sea. SVÄRDSON (1953) recently argued as if the leading-lines had no or at least very little effect at night. Of course the effect must be less than by day, but if we assume that birds orientate themselves to a high degree with the help of their eyes even in the dark, it is no wonder if the concentration is quite clear, especially as the two categories of diurnal and nocturnal migrants are not always so well separated, as we have often seen at Falsterbo in the morning as well as in the evening.

Here we must remember that coast-lines do not always lead the flights, e.g. if their directions are too misleading. Further, there is no evidence that the southeastern Swedish coast normally serves as a leading line for SW-migrating or the southwestern for SE-migrating birds in autumn or correspondingly in spring. But there are a few such rare observations from both sides of the country, e.g. from Hälsingborg at the west coast, where I have seen in spring Skylarks (*Alauda arvensis*) and other species coming in to the coast from NW in misty weather and then, evidently disorientated, follow it for a while before they take up a normal NE-direction over land (MALMBERG, 1951, where there even is a map of the region under discussion). This has surely nothing to do with reversed migration as seen in the province of Skåne (Scania) every year early in spring in sudden cold, and still more normally in autumn nearly every day towards noon, when the warmth comes. Then the direction of the migrating Chaffinches (*Fringilla coelebs*) and other passerines radically changes, whereupon flock after flock disappears in the north.

The concentrating effect of the leading-lines is of course also different at different times. In spring the effect is evidently much less than in autumn – the diminished number of birds not forgotten – and this may be attributed to the very strong migratory urge at that time, a consequence of the phase of the sexual cycle, and the great height of flight in comparison with the autumnal conditions. Both factors are known to diminish the effect of the leading-lines. In my opinion it seems even reasonable to suppose that there is a less pronounced aversion to flying over strange biotopes in spring than in autumn, when the majority of individuals in the flights are young inexperienced birds.

Normally the leading effect of the southern and western Swedish coast-lines is very strong, even at the most narrow part of Öresund (The Sound), at Hälsingborg, where most land-birds follow the coast towards SSE instead of crossing the sea to Denmark at only a few kilometres distance. Waders, ducks and some raptors go out, however, without hesitation, and others can be induced to follow them as I reported in a short communication at the Uppsala Congress (op. cit.). On special, very rare occasions, when the birds fly high with a favourable wind or when the migratory urge is much strengthened by meteorological conditions, there can even be a typical broad-front migration over Öresund as for the north and south as one can see from the town. In spite of the named leading effect it is not probable that many of the birds passing along the Scanian west-coast ever come to Falsterbo, because there are promontories more to the south which without doubt lead the birds out over the sea.

The concentrating effect of the wind cannot be neglected in this connection. The birds passing over southern Sweden – not only raptors – are driven to such an extent that after some days of hard eastern or southeastern winds there are hardly any more birds to be seen at Falsterbo but a very good concentration at Hälsingborg and on northeastern Sjaelland (Zealand). Conversely, the prevailing western winds are of great importance for the Falsterbo concentration, and the Scanian southern coast with the broad Östersjön (Baltic) behind is the main leading-line. These phenomena were repeated several times when RUDEBECK (1950) observed the migration at Falsterbo and the author at the same time at Hälsingborg.

The effect of the coast-lines is easily exaggerated, however, if one does not recognize the principal aversion the birds have to fly over strange biotopes. An examination of the detailed topography of the inland is necessary in order to disclose the actual concentrating factors. There is, for instance, no doubt that over the land in the province of Småland north of Skåne – mostly wooded area of a uniform nature – there is a nearly ideal broad-front migration. But already in the middle of Skåne, where the cultivated plains begin, a concentration of birds of prey and many other species over all tree-covered areas will follow. This concentration is very obvious and can be followed in detail, e. g. on the Falsterbo-peninsula, where the flocks of Chaffinches and other passerines and even birds of prey often make several right angles in their flight in order to be able to follow as long as possible the known and protecting biotopes.

Surely the bird-rich wooded area west of the mountain Romeleåsen attracts a great part of at least the birds of prey passing over southwestern Skåne, and from its southwesternmost part the primary direction carries them straight to Falsterbo. I mean that it can in this case as well be the mountain and the woods and their direction that bring about the concentration of birds of prey as the coastal leading-lines. One can easily imagine a southwestern peninsula or another suitable place where the concentration is very meagre, while the inland topography leads the birds out at another point where also sea-crossing is easy, as for instance is the case with the birds of prey at Kulla-Gunnarstorp in NW Skåne. Relatively few such birds pass actually at the narrowest part of Öresund compared with the promontory of Kulla-Gunnarstorp a little more to the north.

When the birds finally arrive at the coast, its leading and concentrating effect thus depends upon various factors, partly already named: species, age, time of year, time of day, meteorological conditions, direction of the coast, height of flight, sociability, etc. It seems quite evident that the stronger the migratory urge is, the less is the leading and concentrating effect of the coast as well as of other deviating factors.

How strong is now the concentration of migrating birds at Falsterbo, where RUDEBECK more than ten years ago began his migration studies and where since then nearly continous observations have been made in autumn? Of course it is very difficult to answer such a question, even for a single species. Falsterbo is known above all for its very high numbers of passing birds of prey, corvines, pigeons and various passerines. Only in the case of the Common Kite (*Milvus milvus*) has it been possible to determine the degree of concentration. The Kite's Scandinavian breeding-area is restricted to southern Sweden; it breeds nowhere towards the north-east from there, and the total Swedish population hardly surpasses 50 pairs a year, that is not more than 200 and probably only 150 indi-

viduals in autumn. The number of passing Kites at Falsterbo is very constantly about 60 every year and the concentration degree is thus very high. Of the same magnitude is surely the concentration of another soarer, the Common Buzzard (*Buteo buteo*), of which about 30·000 individuals pass in a year. Still more difficult is it to get an idea of the concentration of, let us say, the commonest of all Falsterbo-migrants, the Chaffinch, of which about half a million may pass in a year. The Chaffinch has a very wide and even distribution in northern Scandinavia, and perhaps we can refer to population studies like that of MERIKALLIO (1946) in Finland, whose figures may be reliable for such a common species. We then get the very, very roughly approximate result that about 50 millions of Chaffinches every year pass over southern Sweden, of which thus only about 1 % or something like that leave at Falsterbo, a rather small concentration for a woodland bird.

Perhaps in the future it will be possible by means of intensified censuses and more recoveries of birds ringed at Falsterbo at the breeding-places in the north, to disclose the recruiting area of the most common species which pass at Falsterbo and to estimate the populations and population fluctuations on it. So the normal concentration degree for the species may be obtained and thereby a measure of the effect of the various leading and deviating phenomena. Falsterbo Fågelstation, the bird observatory at Falsterbo, which this year finally is ready to take up its activities, has many tasks, above all in the field of the study of the topographical concentration of flight-lines.

REFERENCES

GEYR VON SCHWEPPENBURG, H. (1933): *Zur Theorie der Leitlinie.* Ardea *22:* 83–92.

– (1949): *Zur Theorie der Zugrichtung.* Ardea *36:* 219–257.

MALMBERG, T. (1951): *Bird Migration in NW Scania.* Proc. 10th Int. Orn. Congr.: 330–334.

MERIKALLIO, E. (1946): *Über regionale Verbreitung und Anzahl der Landvögel in Süd- und Mittelfinnland, besonders in deren östlichen Teilen, im Lichte von quantitativen Untersuchungen,* 1–2. Ann. zool. Soc. Zool. Bot. Fennicae Vanamo *12,* No. 1, 2.

RUDEBECK, G. (1950): *Studies on Bird Migration, Based on Field Studies in Southern Sweden.* Vår Fågelvärld, Suppl. 1.

SVÄRDSON, G. (1953): *Visible Migration within Fenno-Scandia.* Ibis *95:* 181–211.

Nature and Strength of the Attraction Exerted by Leading Lines

W. H. van Dobben
Wageningen, Netherlands

According to the definition of Geyr von Schweppenburg (1922) we may speak of leading (guiding) lines in every case where birds follow geographical-topographical lines. When we try to explain the behaviour of the birds towards these lines, however, it appears necessary to make some distinctions about the nature of the attraction.

When a migrating bird finds an unfavorable landscape on its way, it may change direction and follow the border line. In this case the bird is not so much attracted by the line as repelled by the landscape it borders. The aversion may be of an almost absolute nature, as for instance for an oceanic bird finding land in its way. For passerines reaching the sea the aversion is overcome according to circumstances, late in the season more easily than in the beginning, in spring more easily than in autumn (van Dobben, 1953).

In general, weather conditions favouring a safe journey weaken the aversion to a flight of land birds over the sea and therefore weaken the attraction of the leading line. The reactions of several species show clear, but mainly gradual differences. Chaffinches show an aversion even to open country and will occasionally follow the border of a wood, displaying a preference for their natural habitat. Starlings, in accordance with their habits, have no objection against a flight over open country and overcome their aversion to the sea more easily than Chaffinches. Still less hesitation is shown by the Skylark. This species occasionally crosses large stretches of water during storm and rain. Hooded Crows, however, behave very cautiously and almost humanly. Lapwings avoid high and wooded country; they fly very high when they are forced to cross it.

In general there is an unmistakable relation between the reactions of species to leading lines and their life habits. This is still more obvious in cases where the migration of a bird follows a coast representing its natural habitat. Here the attraction is very strong and a real preference for the following of lines is probable. Migrating Common Scoters can be observed following the white surf lines in coastal waters, hesitating when such a line ends abruptly (van Dobben and Makkink, 1933). A real preference for the leading line is also obvious in the case of migrating gulls sailing along the coast (for instance above the outer dune range) with wind off the sea.

Finally, the question arises whether the attraction exerted by leading lines can be strengthened by tradition. It is generally accepted now that a certain geographical knowledge carried from old to young plays a part in bird migration. A leading line is always easy to recognise as a landmark and therefore seems suitable as a traditional migration route. It is highly probable, for instance, that the flying route of the Common Scoter across Schleswig-Holstein (North Sea–Baltic and vice versa) is traditional and therefore the same may be supposed for the coastal highways of the species. Even for passerines,

where flight along leading lines is highly conditional, the possibility of a tradition cannot be excluded. It seems, for instance, possible that the migration route of Scandinavian Chaffinches around the North Sea is traditional.

L. TINBERGEN (1941) has shown that the Chaffinches migrating along the Dutch coast practically all belong to a Scandinavian population wintering in the British Isles. Norwegian birds are of special interest. Some cross the North Sea directly to England, so that their standard direction must be about SW. This direction leads them initially to the SW tip of Norway, where indeed large quantities congregate in September. From here the direct flight to the British Isles seems indispensable. Ringing records prove, however, that a large proportion of the Norwegian birds reaches Heligoland Bight and the Dutch coast. According to Norwegian colleagues the Chaffinches from the SW tip of Norway do not travel along the Skagerrak via Oslo, so that it must be assumed that they reach the Danish coast and the environs of Heligoland Bight from the North Sea. In each case they are flying more or less against their standard direction. This unexpected behaviour could be explained by the supposition that there exists a traditional knowledge of the safer land route around the North Sea and of the direction in which it can be reached.

On a much smaller scale something comparable can be observed near the estuary of the river Scheldt. Chaffinches ringed near the Hague (all with standard directions between W and WSW) are often reported some days later from Antwerp. Leading lines along the estuary guide them in a SE direction. The temporary acceptance of this false direction may indicate a traditional knowledge of the situation.

The recognition of landmarks may induce a bird to follow a coastline even in cases where a short cut in the standard direction meets no difficulties at all. For instance, the behaviour of autumn migrants along the east coast of England may be explained in this way.

Recently L. TINBERGEN and ZIJLSTRA (1952) have reported that Chaffinches flying over the former Zuiderzee to the WSW show an inclination to turn to the left (SE) towards the end of the morning. They suppose that this behaviour forms a special adaptation which enables birds migrating along the shores of NW Europe to reach the coast when they end a journey over sea. TINBERGEN and ZIJLSTRA suppose that this turning to the left brings Norwegian Chaffinches which took out to sea in the direction of the British Isles partly back to the continent and to the round-about route. This is a new point of view, but it does not exclude the possibility that here too tradition plays a part. The turning to the left may be based on tradition and not on heredity. It may be a means used by experienced birds to reach the coast and eventually other landmarks known to them. Such birds may by their greater persistence guide a whole troop to and along a traditional route.

REFERENCES

DOBBEN, W. H. VAN (1953): *Bird Migration in the Netherlands*. Ibis *95*: 212–234.

DOBBEN, W. H. VAN, and MAKKINK, G. F. (1933): *Der Einfluss der Leitlinien auf die Richtung des Herbstzuges am Niederländischen Wattenmeer*. Ardea *22*: 2–22.

GEYR VON SCHWEPPENBURG, H. (1922): *Zur Theorie des Vogelzuges*. J. Orn. *70*: 361–385.

TINBERGEN, L. (1941): *Over de trekwegen van vinken (Fringilla coelebs* L.). Ardea *30*: 42–73.

TINBERGEN, L., and ZIJLSTRA, J. J. (1952): *Trekwaarnemingen in het Zuiderzeegebied: Uitkomsten en Plannen*. Vogeltrekstation Texel. Jaarverslag 1951.

Vogelwanderungen, von Inseln aus beobachtet

Rudolf Drost

Vogelwarte Helgoland, Wilhelmshaven

Vogelzugsbeobachtungen auf Inseln zeigen natürlich zum Teil Überschneidungen mit Beobachtungen und Untersuchungen auf dem Festland, selbstverständlich auch gewisse Beziehungen zum Vogelzug an benachbarten Küsten. Unter gewissen Umständen können die Vogelzugsverhältnisse auf Inseln ganz ungewöhnlich sein, so dass die tatsächlichen Verhältnisse – wie primäre Zugrichtung und normale Tageszugzeit – hier dann nicht erkannt werden können. Andererseits bieten aber gerade günstig gelegene Inseln die Möglichkeiten zu Untersuchungen, die anderswo nicht vorhanden sind.

I. Vogelzugsinseln

Aus den anderen Referaten ergibt sich schon, weshalb gerade auf Inseln Vogelzug vorkommt und so gut zu beobachten ist. Hierbei denken Sachkenner wohl gleich an durch Untersuchungen und Veröffentlichungen bekannte Inseln, wie Helgoland, Fair Isle usw. Welche Inseln kommen überhaupt für Vogelzugsbeobachtungen in Frage?

Sehr grosse Inseln müssen aus unserer Betrachtung ausscheiden, da sie zu unübersichtlich sind und hinsichtlich des Vogelzuges mehr den Charakter eines Festlandes oder einer Festlandsküste bzw. einer Halbinsel oder eines Kaps zeigen. So möchte ich auch die Insel Öland ausser Betracht lassen mit ihrer in den letzten Jahren so berühmt gewordenen Ornithologischen Station Ottenby, die ich eher mit dem ebenfalls bekannten Falsterbo an der Südspitze Schwedens vergleichen möchte.

Bei den kleineren Inseln, die allein in Frage kommen, unterscheide ich drei Typen.

1. *Küsteninseln*, das heisst Inseln nahe der Küste und fast immer in Sichtweite. Hierzu gehören unter anderen die Wattenmeerinseln der Nordseeküsten Deutschlands und Hollands und auch Inseln im tiefen Wasser nahe der Küste anderer Länder. Entfernungen von der Küste: Durchschnittlich wenige Kilometer. Bei diesen Küsteninseln ändern sich aber die Verhältnisse und ihre Beurteilung für Vogelzugsbeobachtungen mit der geographischen Lage und der Zugzeit bzw. der Zugrichtung. Wenn die Vögel nicht vom nahen Land, sondern von der See her kommen, können diese küstennahen Inseln – jedenfalls für eine Zugzeit – den Charakter einer Meeresinsel erhalten. Dies trifft auch zu für die ornithologisch bekannten Inseln Skokholm, Isle of May und Lundy.

2. Zum zweiten Typ, *Meeresinseln*, zähle ich Inseln mit 30–40 km Mindestentfernung vom nächsten Festland bzw. von der nächsten Insel. Hierzu sind zu rechnen Helgoland, Fair Isle, die Schlangeninsel im Schwarzen Meer und Pantelleria, zwischen Sizilien und Afrika (die allerdings verhältnismässig gross ist). Eine gute Vogelzugsinsel muss mindestens an zwei Seiten Land liegen haben in einer Entfernung, die von den Vögeln

mindestens in einer Tagesreise bewältigt werden kann, und muss normalerweise für die Vögel von weither sichtbar sein. Natürlich muss sich eine solche Insel in einem Zuggebiet befinden bzw. von den durch die Primärrichtung der Vögel gebildeten Linien getroffen werden.

3. Den dritten Typ stellen *ozeanische Inseln* dar, die Hunderte von Kilometern von der Küste entfernt sind, bzw. mitten im Ozean liegen. Hierzu sind zu rechnen Madeira, die Kap-Verdischen Inseln, die Azoren und u. a. viele Inseln des Grossen Ozeans.

Natürlich gibt es Übergänge zwischen allen diesen Typen bzw. Grenzfälle.

Die *ozeanischen* Inseln sollen hier ausser Betracht bleiben, obgleich es sich wahrscheinlich für manche Fragen lohnen würde, längere Zeit systematisch dort zu beobachten. Wir würden mehr und Genaueres erfahren können von Ozeanüberquerungen, über den Flug von Irrgästen usw. Auf den *Küsteninseln* ist oft viel Zug zu beobachten, wie eine umfangreiche Literatur beweist; von deutschen Inseln seien hier nur genannt die Greifswalder Oie sowie Mellum und weitere Aussenstationen der Vogelwarte Helgoland. Für uns empfiehlt es sich hier, zumal bei der Kürze der Zeit, im wesentlichen die *Meeresinseln*, unsere zweite Kategorie, zugrunde zu legen.

II. Zugzeiten und Zugstärke

Die *Jahreszeiten* des Vogelzuges entsprechen natürlich denen der angrenzenden Länder. Schwankungen und Abweichungen kommen vor, bedingt durch Wetterlagen, infolge derer entweder der Flug über das Wasser vermieden und die Küste als Leitlinie benutzt wird, oder wo es bei der Insel nicht zu einem wahrnehmbaren oder verdichteten Vogelzug kommt.

Wichtig ist aber, dass eine günstige und kleine Insel wie Helgoland usw. auch *die* Wanderbewegungen erfasst, die ausserhalb der eigentlichen Zugzeit (Herbst und Frühjahr) liegen, und dass auch der Wegzug und der Heimzug in ihrer ganzen Breite, auch in schwächsten Vorläufern und Ausläufern, erfasst werden können. Wo es – wie auf Helgoland – kaum Brutvögel gibt, kann man an täglichen, selbst geringsten Schwankungen des vorhandenen Bestandes an rastenden Vögeln sonst unbemerkbare Bewegungen feststellen. So haben wir auf solchen Inseln wie Helgoland praktisch während aller 12 Monate Wanderbewegungen, übrigens auch auf der so sehr viel südlicher gelegenen Mittelmeerinsel Pantelleria. Das geht u. a. aus dem Vogelzugskalender für Helgoland (von H. Weigold, 1930) hervor.

Tageszeiten: Was die Stärke des Vogelzuges in bezug auf die Tageszugzeit und die Tageszugzeit einiger Arten betrifft, sei hier nur auf die Feststellungen auf der Schlangeninsel, dem «Helgoland des Schwarzen Meeres», und die Abbildungen hierzu verwiesen (Drost, 1930a). Tageszugzeiten kann man auch anderenorts feststellen, aber eines lässt sich gerade auf Vogelinseln besonders gut erfassen, das ist der Zug bei Nacht. Hierbei kommt begreiflicherweise Leuchtfeuern eine besondere Bedeutung zu.

Der *nächtliche Zug* gehört in diesem Zusammenhang auch mit zum Thema. Vielfach sieht man die Vögel im Schein des Lichts fliegen, vor allem aber nimmt man sie mit dem Ohr wahr. Der erfahrene Ornithologe kennt nicht nur die Zugrufe seiner Zugvögel, er kann auch über die Mengen der nächtlichen Zieher etwas aussagen und die Zug-

richtung feststellen. Massenzugnächte, Konzentration von über 50 Arten und bis zu Hunderttausenden von Individuen sind nicht nur ein eindrucksvolles Erlebnis, sie bieten auch mannigfaltigen Stoff für Untersuchungen. Wir stossen hier auf weitere Probleme, zum Beispiel den Einfluss der Helligkeit auf den Zug, die Orientierung und das Ziehen mancher Arten sowohl tags wie nachts. Ich meine nicht nur die Tatsache, dass ja ein Teil der Zugvogelarten am Tage, ein anderer bei Nacht zieht – was allgemein für eine Folge der Ernährungsweise und des Stoffwechsels, von Palmgreen (1936) für eine Frage der Sinnesphysiologie und des Tagesrhythmus gehalten wird. Weshalb aber ziehen manche Arten sowohl am Tage wie in der Nacht? Hierbei scheiden natürlich solche Fälle aus, in denen der Flug über das Meer, ohne Rastmöglichkeit, eine Fortsetzung des Zuges in der ungewohnten Tageszeit bedingen kann.

III. Ankunft, Durchzug, Rast und Aufbruch

Diese Fragen lassen sich gerade auf einer Vogelzugsinsel besonders gut untersuchen. Hierbei ist nicht nur an die Tageszeit gedacht, sondern auch an das Gesamtverhalten der Vögel in Beziehung zu allen möglichen hierbei in Frage kommenden Faktoren äusserer und innerer Art, zum Wetter, zur Helligkeit, zu Richtung und Wegstrecke, zu Flugleistung und Körperzustand des Vogels usw. Unter welchen Umständen also kommen die Vögel an bzw. unterbrechen sie ihren Zug, bei welchen Bedingungen wandern sie unbeeinflusst vorbei?

Die Ankunftszeiten lassen eine deutliche Beziehung zur Entfernung des nächsten Landes (Festland oder Insel) erkennen, sowohl tags wie nachts, jedenfalls die jeweils ersten. Das trifft auch für die Zeiten des Durchzuges zu. Hingewiesen sei auf die Durchzugszeiten der Alpenstrandläufer bei Nacht auf Helgoland (Drost, 1930b).

Das Verhalten auf der Rast – dem bisher noch nicht genug Aufmerksamkeit gewidmet wurde – kann gerade auf Inseln gut untersucht werden (siehe auch H. Frieling, 1932), hinsichtlich des Rastbiotops, der Ernährung, der Rastdauer, der Geselligkeit und nicht zuletzt in bezug auf Körperzustand und Zugdisposition und Zugstimmung. – Erwähnt sei nur: Wo sonst sieht man schon eine rastende Waldschnepfe beim Wurmen? Oder drei Weidenlaubsänger im geselligen Flug nahe beieinander, wie ich es auf der Schlangeninsel im Schwarzen Meer beobachtete?

Als Beispiel für Aufbruchsbeobachtungen sei der Aufbruch der Amsel auf Helgoland aufgeführt (Drost, 1930b).

IV. Zugrichtungen

Die richtige Deutung aller auf einer Insel beobachteten Zugrichtungen ist erst möglich, wenn der Einfluss der Insel auf diese Richtungen bei den verschiedenen Wetterlagen und das Heimat- und Wintergebiet der betreffenden Vögel bzw. ihre Primärrichtung bekannt sind. Wir wissen, dass weithin sichtbare Meeresinseln auf Zugvögel anziehend wirken, nicht nur durch ihr nächtliches Leuchtturmlicht. Als Beispiele seien genannt: Helgolands Wirkung auf den Südwestzug (Drost, 1952), Zuglinien bei Helgoland (Drost und Schüz, 1938) und Zugrichtungen auf der Schlangeninsel.

Wie wichtig die Sichtverhältnisse sind, und wie stark sich die Zugvögel von einer Inselkette wie von einer Küstenlinie leiten lassen, dafür gibt es viele Hinweise, u. a. auch durch die Beobachtungen auf den verschiedenen Aussenstationen der Vogelwarte Helgoland auf Wattenmeerinseln der südlichen Nordsee.

V. Zughöhe

Beobachtungen über die Zughöhe seien nur kurz gestreift. Wichtig sind u.a. Feststellungen über die Höhe nachts ziehender Vögel. Aus Beobachtungen mit Auge und Ohr kann geschlossen werden, dass der Zug in dunklen Nächten verhältnismässig niedrig vor sich geht. Ich habe den Eindruck, dass der Vogel Sichtverbindung mit dem überflogenen Gelände (Land oder Wasser) sucht. Man sollte aber durch Versuche mit senkrechten Scheinwerfern weiteres festzustellen suchen.

VI. Zug und meteorologische Faktoren

Die meteorologischen Faktoren sind ja bei dem ganzen Zuggeschehen nicht wegzudenken und sind von den vorher behandelten Abschnitten nicht zu trennen. An dieser Stelle sei nur noch einmal darauf hingewiesen, dass man auf einer Vogelzugsinsel geradezu dazu gedrängt wird, den Einfluss von Wetterfaktoren auf den Zug zu sehen und zu untersuchen. Mein Vorgänger, H. Weigold, war es, der auf Helgoland den Terminus «Wettervögel» und «Instinktvögel» prägte (1924).

VII. Zuggeselligkeit, Zug nach Alter und Geschlecht

Von Geselligkeit während der Rast wurde schon gesprochen. Für echte Zuggeselligkeit nur ein beachtliches Beispiel, wie es wohl nur auf einer Insel beobachtet werden kann. Einem Trupp von 20 Turteltauben, die von der Schlangeninsel abflogen, folgten zwei Stare und schlossen sich ihm an. Sie flogen dann inmitten des Taubenschwarmes voneinander getrennt und machten so alle Schwenkungen mit.

Der Zug nach Alter und Geschlecht lässt sich ebenfalls gerade auf Inseln gut beobachten und untersuchen, wofür verschiedene Veröffentlichungen zeugen.

VIII.

Schliesslich sei noch die Beobachtung *seltener Formen* und von *Irrgästen* erwähnt sowie *taxonomische* Feststellungen. Ich brauche hierbei nur an Helgoland zu erinnern.

Ich glaube hiermit – in gedrängtester Form – einen Überblick über Vogelwanderungen, von Inseln aus beobachtet, gegeben zu haben. Wenn ich hierbei vor allem auf eigene Beobachtungen Bezug genommen habe, so ist das bei meiner Inselerfahrung von rund 30 Jahren wohl begreiflich und verzeihlich. Mir kam es vor allem darauf an, das Allgemeingültige herauszustellen und Anregungen für weitere Arbeit zu geben. Für manche Fragen ist eine enge Zusammenarbeit mit Stationen und Beobachtern auf anderen Inseln erforderlich und natürlich die Hinzuziehung anderer Untersuchungsmethoden.

LITERATUR

Drost, R. (1930a): *Der Vogelzug auf der Schlangeninsel im Schwarzen Meer.* Abh. Gebiet Vogelzugsforschung Nr. *2:* 1–42. Berlin.

– (1930b): *Über den Einfluss des Lichtes auf den Vogelzug, insbesondere auf die Tagesaufbruchszeit.* Proc. VII. Intern. Orn. Congr. Amsterdam 1930: 340–356.

– (1952): *Vogelleben und Vogelforschung auf Helgoland.* Helgoland ruft: 103–111. Hamburg.

Drost, R., und Schüz, E. (1938): *Die deutschen Vogelwarten Helgoland und Rossitten als Mitarbeiter jagdlicher Forschung.* Waidwerk der Welt: 268–275.

Frieling, H. (1932): *Zugvögel auf der Rast.* Mitt. Ver. Sächs. Orn. *3:* 245–250.

Palmgren, P. (1936): *Warum ziehen die Vögel des Nachts?* Orn. Fenn. *13:* 41–49.

Steinfatt, O. (1934): *Vogelwelt und Vogelzug auf der Insel Pantelleria.* J. Orn. *82:* 409–419.

Weigold, H. (1924): *VII. Bericht der Vogelwarte Helgoland.* J. Orn. *72:* 1–68 (S. 29!).

– (1930): *Der Vogelzug auf Helgoland graphisch dargestellt.* Abh. Gebiet Vogelzugsforschung Nr. 1. Berlin.

Vogelzug in den Schweizer Alpen

ERNST SUTTER

Naturhistorisches Museum Basel

Obschon die Zugverhältnisse in den Alpen schon vielfach erörtert worden sind und auch kein Zweifel darüber besteht, dass zahlreiche Arten in erheblicher Menge das Gebirge durchwandern, sind wir über die Stellung des Alpengebietes im Rahmen des gesamteuropäischen Zugverlaufs erst in recht unzulänglicher Weise orientiert. Die scheinbar einfache Frage nach der Grössenordnung der Zugfrequenz, verglichen mit derjenigen im schweizerischen Mittelland, steht immer noch im Mittelpunkt der Diskussion, – die Frage also, inwiefern die Alpen für den Zugvogel ein Hindernis darstellen, in welchem Masse und unter welchen Umständen sie eine Ablenkung des Zuges verursachen.

Vor einigen Jahrzehnten haben sich in unserem Lande speziell G. VON BURG und K. BRETSCHER in einer ganzen Reihe von Publikationen mit diesem Thema befasst. Auf Grund reicher persönlicher Erfahrungen, denen er allerdings meist in zu allgemein gehaltener Form und ohne Hinweise auf das Quellenmaterial Ausdruck gab, vertrat VON BURG (1922) die Ansicht, dass «ein sehr starker und regelmässiger Zug über die Alpen» stattfinde; immerhin führe durch keinen Teil der Schweiz eine europäische «Hauptzugstrasse» (1923). BRETSCHER (1920, 1931) hingegen, der dem Problem mit statistischen Methoden näher zu kommen versuchte, hielt nach den von ihm benutzten Daten den Alpenzug für verhältnismässig unbedeutend. Dabei wies er aber auf den Mangel an Beobachtern im Gebirge und auf die Notwendigkeit eines eingehenden Studiums der Verhältnisse an Ort und Stelle hin, da es vor allem an brauchbarem Beobachtungsmaterial fehle. Die vielen aus dem Alpengebiet vorliegenden Einzelbeobachtungen geben uns zwar Anhaltspunkte dafür, welche Arten mehr oder weniger regelmässig auftreten, zu quantitativen Vergleichen sind sie jedoch nicht verwendbar. Erst seit verhältnismässig kurzer Zeit sind Untersuchungen im Gange, die sich um eine genauere, auf einige Tage oder Wochen erstreckende Bestandesaufnahme der Durchzügler bemühen. Den Anstoss dazu gab der erste Leiter unserer Vogelwarte in Sempach, ALFRED SCHIFFERLI sen., mit der Begründung des «Schweizerischen Unternehmens zur Erforschung des Alpenzuges in Realp» im Jahre 1933. Diese in den folgenden Jahren unter der Leitung von ARNOLD MASAREY ausgebaute Studiengemeinschaft arbeitete in den Herbstwochen 1933, 1934, 1935 und 1937 im Gotthardgebiet. Das Hauptgewicht lag auf dem Fang und der Beringung, womit in erster Linie die nachts ziehenden und tagsüber im Buschwerk rastenden Kleinvögel erfasst wurden, während der Tagzug weniger genau verfolgt werden konnte. Die allgemeinen Ergebnisse sind von SCHIFFERLI (1934), MASAREY (1934, 1935) und MASAREY und SUTTER (1939) zusammengestellt worden. Seit 1951 haben sich dann jeweils im Herbst einige Beobachtergruppen in den Walliser

Alpen (Col de Cou) und in Graubünden (Engadin, Splügenpass) der quantitativen Aufnahme der Durchzügler gewidmet, ausserdem waren einzelne Beobachter in den Freiburger und Berner Alpen tätig. Auf Grund der hierbei gewonnenen Einblicke in das alpine Zuggeschehen lässt sich dieses nun wenigstens für die näher untersuchten Örtlichkeiten in groben Zügen umreissen. Da erst kürzlich in ausführlicher Weise darüber berichtet wurde (Ribaut, 1953, 1954; Sutter, 1952, 1954), mögen hier einige kurze Hinweise genügen.

Der Aufgabe, die Zugfrequenz im Gebirge zu ermitteln und damit eine Vergleichsbasis für Beobachtungen im Flachland zu schaffen, stellen sich mancherlei Hindernisse entgegen. Nach unseren Erfahrungen wirken sich die starke topographische Gliederung und das tief eingeschnittene Relief, zusammen mit den oft lokal und nach Höhenlage wechselnden Winden, im Sinne einer erheblichen Streuung des Zuges in vertikaler Richtung aus. Eine derart verteilte Zugbewegung, die sowohl in freier Luft als auch in enger Fühlung mit den Berghängen sich im weiten Raum zwischen Talsohle und Gipfelregion abspielt, lässt sich nur unvollständig erfassen. Daneben treten in wechselndem Ausmass zeitlich und örtlich beschränkte Zugverdichtungen auf, die sich unvermittelt verlagern und dabei dem Beobachter entgehen können. Schliesslich erschweren auch das unübersichtliche Gelände und die beschränkte Bewegungsfreiheit den Überblick und die rasche Anpassung an veränderte Umstände. All dies führt dazu, dass im Gebirge vermutlich ein kleinerer Prozentsatz der durchziehenden Vögel gesehen wird. Die Beobachtungsergebnisse hängen noch mehr als anderswo von der Wahl eines geeigneten Standortes ab und sind deshalb nicht immer leicht zu beurteilen.

Nach den bisher im Wallis, im Gotthardgebiet und in Graubünden ausgeführten Feldbeobachtungen findet dort im Herbst ein ziemlich kontinuierlicher Durchzug statt, namentlich von Kleinvögeln. Die Zugdichte erschien im allgemeinen eher gering, was allerdings zum Teil auf die erwähnten Beobachtungsschwierigkeiten zurückzuführen sein mag. Gelegentlich erreichte die Zugfrequenz aber doch die Grössenordnung von 1000 bis 2000 in der Stunde oder es kam selbst zu eindrücklichen Massenbewegungen mit Spitzen von 5 000 bis 10000 Exemplaren innerhalb derselben Zeiteinheit, wobei für den ganzen Tag die Zahl der Durchzügler auf 25 000 bis 50000 geschätzt wurde. Je nach der Jahreszeit waren daran vorwiegend Schwalben (*Hirundo rustica*, *Delichon urbica*), Finkenvögel (*Fringilla coelebs*, *Carduelis cannabina* und andere), Lerchen (*Alauda arvensis*), Pieper (*Anthus trivialis* und *pratensis*) und Stelzen (*Motacilla alba* und *flava*) beteiligt. An einigen dieser bevorzugten Tage zeigte es sich, dass nicht etwa örtlich beschränkte, sondern in sehr breiter Front verlaufende Bewegungen vorlagen, die in ähnlichem Ausmass über Teile der Alpen wie über das schweizerische Mittelland hinweggingen. Es ergibt sich daraus ein direkter Zusammenhang zwischen dem Zug innerhalb und ausserhalb des Alpengebietes, das somit mindestens zeitweise in die mitteleuropäische Breitfront einbezogen erscheint.

Noch mehr Gewicht erhält dieser Befund, wenn das Mengenverhältnis der am Durchzug beteiligten Arten untersucht wird. Soweit in den verhältnismässig kurzen Beobachtungsperioden Vergleiche angestellt werden konnten, bot sich im Gebirge mit wenigen Ausnahmen das gleiche Bild wie im Unterland, wobei die Übereinstimmung wiederum an den Massenzugtagen besonders klar in Erscheinung trat. Wesentliche Abweichungen

haben sich vorerst nur für die Krähen (*Corvus corone*, *frugilegus* und *monedula*) und Tauben (*Columba palumbus* und *oenas*) ergeben, die offensichtlich bestrebt sind, höheren Erhebungen auszuweichen. Früher ausgeführte Planbeobachtungen über den Saatkrähenzug (*Corvus frugilegus*) zeigten bereits, dass diese Art in der Schweiz bestimmte Zugwege bevorzugt und den Hochjura sowie grössere Wasserflächen, wie den Boden- und Genfersee, nur ungern überfliegt (SUTTER, 1948), während gleichzeitig ziehende Kleinvögel viel gleichmässiger verteilt sind.

Eine ablenkende Wirkung der Alpen ist zumal unter ungünstigen Wind- und Sichtverhältnissen auch für die anderen, regelmässig auftretenden Arten anzunehmen. So erscheint im Wallis der im äussersten Westen gelegene Col de Cou erheblich stärker frequentiert als die östlich anschliessenden Pässe, woraus man schliessen kann, dass sich der Zugstrom unter bestimmten Umständen am Nordfuss der Berner Hochalpen verdichtet und in mehr westlicher Richtung den niedrigeren, wenn auch immer noch 2000 m hohen Übergängen zuwendet. Welchen Umfang die Ablenkung im Einzelfall und im Laufe einer Zugperiode annimmt, und ob sie die Alpenkette als Ganzes oder nur teilweise betrifft, bleibt noch abzuklären. Immerhin darf man vermuten, dass die in weiten Gebieten vorherrschenden Grat- und Gipfelhöhen von 2500 bis 3000 m ein kleineres Hindernis darstellen und in erster Linie die wenigen 4000 m hohen Massive Anlass zu wesentlichen Ausweichbewegungen geben.

Besonders bedeutsam für diese Fragen sind die Modifikationen, denen der Zugverlauf je nach dem Wetter und der davon beeinflussten Flughöhe unterworfen ist. Wir greifen hier nur die beiden Extremfälle heraus: Bei starkem Gegenwind oder tief herabhängender Wolkendecke bietet sich das Bild des bodennahen Tal- oder Passzuges, wobei auch Talläufe benutzt werden, die von der normalen Zugrichtung abweichen. Sind überdies die Passübergänge durch dichten Nebel verschlossen, so kann es zu Stauungen und Umkehrbewegungen kommen. Bei schönem Wetter mit östlichen Winden herrscht oft sowohl im Tal wie auf niedrigen Pässen weitgehende Zugruhe. Dagegen wurde unter solchen Verhältnissen mehrmals kontinuierlicher Durchzug von Kleinvögeln in mittlerer Grat- und Gipfelhöhe beobachtet. Er war auf die frühen Morgenstunden beschränkt und spielte sich auf etwa 2200 bis mindestens 2800 m ü. M. unbeeinflusst vom Talverlauf in südwestlicher Richtung ab. Unterstützt durch weitere Feststellungen ähnlicher Art vermuten wir in dieser Breitfrontbewegung im Bereich der Gipfelflur die vorherrschende Zugform bei Hochdruckwetterlage. Künftige Untersuchungen werden sich ihr in vermehrtem Masse zuwenden müssen, da sie wohl für den Vergleich mit dem Zug in ebenem Gelände besonders geeignet erscheint.

Für den tageszeitlichen Ablauf des Zuges ergaben sich im allgemeinen keine auffälligen Besonderheiten. Wie andernorts werden von den meisten Kleinvögeln bei normalem Zugverlauf die ersten Morgenstunden ausgesprochen bevorzugt, während nach Stauungen, unter ungewöhnlichen Wetterverhältnissen oder bei Massenzug eine Verschiebung des Maximums gegen Mittag oder sogar auf den Nachmittag eintreten kann. Im Herbst 1951 erschienen im Oberengadin die zahlreich ziehenden Rauchschwalben (*Hirundo rustica*) allerdings meist erst gegen 10 Uhr, doch wurden in der Folge weder bei dieser noch bei anderen Arten weitere Anhaltspunkte für eine generelle Verspätung des Zugbeginns oder des Zugmaximums gegenüber dem Unterland gefunden.

Wie aus unserem kurzen Überblick, der nur auf einige der wichtigsten Fragen eingehen konnte, hervorgeht, lässt das bisher gesammelte Beobachtungsmaterial den Interpretationsversuchen immer noch einen recht weiten Spielraum. Immerhin beginnen sich die Hauptlinien des Zuggeschehens in den Alpen allmählich deutlicher abzuzeichnen, wobei die früher zu stark betonte Bedeutung einzelner Pässe zurücktritt vor dem umfassenderen Bild einer weiträumigen Bewegung, die bald in grösserer Höhe locker verteilt über das ganze Gebiet hinwegzieht, bald sich dem Gelände enger anschmiegt und auf die Talrinnen und deren Verbindungen konzentriert.

LITERATUR

Bretscher, K. (1920): *Der Vogelzug in Mitteleuropa.* Innsbruck: 40–43, 69–72.
– (1931): *Der Vogelzug in der Schweiz.* Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. *66:* 79–114.
Burg, G. von (1922): *Der Zug der Vögel über die Alpen.* Falco *18:* 13–23.
– (1923): *Der Vogelzug in der Schweiz.* Natur und Technik, Zürich, *4:* 253–261.
Masarey, A. (1934): *Ornithologische Unternehmung zum Studium des Alpenzugs in Realp.* Orn. Beob. *31:* 130–142.
– (1935): *Schweizerisches Unternehmen zur Erforschung des Alpenzugs in Realp (Berichterstattung vom Herbst 1934).* Orn. Beob. *32:* 119–139.
Masarey, A., und Sutter, E. (1939): *Schweizerisches Unternehmen zur Erforschung des Vogelzugs in den Alpen (Berichterstattung vom Herbst 1935 und 1937).* Orn. Beob. *36:* 43–59.
Ribaut, J.-P. (1953): *La migration d'automne 1952 au col de Cou.* Nos Oiseaux *22:* 82–90.
– (1954): *La migration d'automne 1953 au col de Cou.* Nos Oiseaux *22:* 196–203.
Schifferli, A. (1934): *Zum Vogelzug in den Alpen.* Orn. Beob. *31:* 127–130.
Sutter, E. (1948): *Über den Herbstzug der Krähen in der Schweiz und in Süddeutschland.* Orn. Beob. *45:* 135–150.
– (1952): *Vogelzugbeobachtungen im Oberengadin im Herbst 1951.* Orn. Beob. *49:* 116–126.
– (1954): *Vogelzugbeobachtungen bei Maloja und auf dem Splügenpass im Herbst 1952 und 1953.* Orn. Beob. *51:* 109–132 (mit weiteren Literaturangaben).

Visible Migration through the Pyrenees

David Lack
Edward Grey Institute of Field Ornithology, Oxford

Introduction

The main findings of my wife and myself concerning visible migration in the Pyrenees have already been published (Lack, 1953), so here I merely draw attention to points of special interest. Through misinterpreting the Dutch observations that passerine migrants tend to avoid crossing the sea or bare hills, we supposed that there might be a great concentration of migrants in the 4 km gap between the western of the Pyrenees and the sea near St-Jean-de-Luz. Instead, we found that only small numbers of migrants were concentrated on the coast here, and that various species crossed the Bay of Biscay, others the high mountains, on a broad front.

The Coast

We found four movements round St-Jean-de-Luz. First, Skylarks (*Alauda arvensis*) and some other species arrived over the Bay of Biscay flying south and went on inland. Secondly, a great variety of passerine and some other species coasted S.S.W. along the edge of the Landes, as later confirmed by Owen and Burton (1953). These birds proceeded inland when the coast turned further to the west and we studied them crossing the Basses-Pyrénées between La Rhune and Col de Lizarrieta. Thirdly, Chaffinches (*Fringilla coelebs*) passed in great numbers S.W. by W., leaving the coast at St-Jean-de-Luz where it turned further west, and proceeded inland on a narrow front. Fourthly, Blue Tits (*Parus caeruleus*) and Tree Sparrows (*Passer montanus*) travelled west along the coast and crossed into Spain at Hendaye Plage. Hence the first of these four groups was uninfluenced by the coast, while each of the others left the coast and proceeded inland when the coast turned west of their undeflected direction of travel. We did not, however, experience any south (head) winds during our visits to St-Jean-de-Luz, when conditions might be different (Moreau, 1953).

High Mountains

In the central parts of the Pyrenees, both near Gavarnie in the west and the Col de Puymorens in the east, we saw raptors, pigeons and hirundines migrating through the mountains, as we had expected, but we also found a large passage of small passerines, notably finches, larks and Motacillidae. The latter groups had been found migrating

through the high Pyrenees by Olivier (1931, 1941–42) and the records collected by von Burg (1914–24, 1922) show that the same happens in the Swiss Alps.

Raptors travelled chiefly in the middle hours of the day and used the upcurrents, as was to be expected. In fine weather with a following wind, Swallows (*Hirundo rustica*) travelled high on a broad front and ignored the contours. With a cross wind they flew rather lower and selected the windward slopes, where there is an updraft; on one occasion we saw them cross from one side of a pass to the other when the wind changed. With a head wind or in rain, also in the early morning and late evening, Swallows migrated low along the bottoms of the valleys. The same rules in general held for the finches and Motacillidae. We saw one enormous passage of Swallows at Gavarnie in thundery rain. House Martins (*Delichon urbica*) were far scarcer than Swallows, as has been observed elsewhere.

In fine and still weather, as already remarked, the finches, larks and Motacillidae tended to migrate high above the valleys, so were easily overlooked, and the best occasions which we found for studying their movements were with a cross wind at the Port-de-Gavarnie (2252 m), when they were concentrated in the narrow pass, as were huge numbers of insects. The most interesting point that emerged was that the main passage occurred later in the day in the mountains that on the coast. Since our visit, the coast of the Landes has been watched by Owen and Burton (1953), and combining their observations with our own in Table 1, it is seen that, with some exceptions, the peak passage came earliest on the coast at sea level and latest at the Port-de-Gavarnie at 2250 m, with the Col de Lizarrieta (507 m) intermediate. The explanation, at least in part, may be that where the migrants find themselves in an unsuitable habitat for their species, they continue migrating for longer than elsewhere. Most of the species in question probably find the high mountains less suitable than the coast. But this leaves various points unexplained, and further measurements should be made of this point elsewhere.

TABLE I

Time of Largest Passage (Half-way through Peak Hour)

	Mimizan Plage 0 m 11 October 1953	Col de Lizarrieta 507 m 19 October 1950	Port-de-Gavarnie 2250 m 13 October 1950
Fringilla coelebs	08·00	11·30	13·00
Carduelis carduelis	09·00	08·30 (or before)	11·00 (or before)
Carduelis cannabina	10·00	09·30	11·00 (or before)
Columba palumbus	08·00	13·30	14·30

I would end by asking how much of migration is visible? For instance, had we stayed in the valley of Gavarnie, we would have supposed that in fine weather Swallows (and other passerines) migrated only in the early morning and late evening; in fact most then migrated in the middle hours of the day, but too high to be visible from below. Could similar considerations apply elsewhere?

REFERENCES

BURG, G. VON (1914, 1924): *Catalogue des Oiseaux de la Suisse*, by V. Fatio and Th. Studer: Vols. 11, 14. – (1922): *Der Zug der Vögel über die Alpen.* Falco *18:* 13–23.

LACK, D. and E. (1953): *Visible Migration Through the Pyrenees: An Autumn Reconnaissance.* Ibis *95:* 271–309.

MOREAU, R. E. (1953): *Migrants on the North Coast of Spain.* Ibis *95:* 375–376.

OLIVIER, G. (1931, 1941–42): *Observations (Nouvelles observations) sur les oiseaux des Pyrénées.* Oiseau *1:* 658–678; *11:* 237–247; *12:* 14–26.

OWEN, D. F., and BURTON, J. F. (1953): *Observations sur la migration dans le Sud-Ouest de la France.* Alauda *21:* 223–239.

Die Sonnenorientierung der Vögel

GUSTAV KRAMER

Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Wilhelmshaven

Vögel (soweit bis heute bewiesen: Stare, Brieftauben, Sperbergrasmücke, Rotrückenwürger) können Himmelsrichtungen nach dem Sonnenstand bestimmen. Die Tageszeit produzieren sie durch eine «innere Uhr». Durch experimentelles «Verstellen» der inneren Uhr wird die Richtungsangabe des Vogels in voraussagbarer Weise geändert.

Die Verwendbarkeit des «Sonnenkompasses» für die Zugorientierung wird diskutiert.

Migrational Drift

Kenneth Williamson
Fair Isle Bird Observatory, Shetland

That bird-migration is closely bound up with the weather nobody has ever seriously doubted, but there is no agreement as to what particular aspect, or aspects, of weather influence bird-migration the most. As a result, fundamental questions such as the nature of the external factors which promote, or inhibit, migration remain a fertile field for controversy. The concept of migrational drift (Williamson, 1952, 1953 a and b), which is the outcome of recent research at the Fair Isle Bird Observatory, throws new light on these and related problems of bird movement.

The Fair Isle investigations have demonstrated an intimate relationship between certain kinds of migratory movement and certain patterns of barometric pressure. In interpreting the correlation between these movements and their meteorological environment it has to be borne in mind that the weather factor most closely associated with barometric pressure is the wind. Pressure distribution determines the force and direction of the winds: this is clear from a consideration of Buys Ballot's law and the characteristic clockwise flow of air about a high pressure centre, and counter-clockwise movement of wind in a depression or low in the northern hemisphere. Consequently, any examination of the effects of wind on migrating birds must of necessity take into account the distribution of pressure in the region encompassed by the birds' flight.

Unless a bird in free flight has a direct head or tail wind it is bound to experience a lateral shift to one side or the other of its chosen course. If it is migrating by day, and using a coastline, a chain of islands (such as the Frisian Islands), a river-valley or similar "guiding-line", it is able to compensate for this drift by using visual cues. Even without such physical cues, it is highly probable that it can orientate its flight in relation to the position of the sun (Kramer, 1952; Matthews, 1951). But if there is heavy cloud, fog or drizzle, or the bird is overtaken by the darkness of night and must therefore "fly blind", then in the absence of any innate sense of accurate orientation (and there is no evidence that such exists) it will sustain some kind of a drift.

The drifting effect of wind on birds has been discussed by a number of workers, notably by Baxter and Rintoul (1918), Salomonsen (1935) and Ritchie (1940); but such drift has been generally visualised as a resultant of the wind velocity and the bird's flight-speed in its "preferred" or "primary" direction. A mass of evidence is accumulating in the Fair Isle records in support of the view that, under certain conditions, migrational drift occurs on a phenomenal scale over land and sea, and that it is essentially a down-wind movement.

Wind, in fact, is the migrant bird's greatest enemy, and this is especially true of the large number of species whose journeys (because they require the daytime for feeding)

must be performed largely by night. By analogy, optimal migration weather is that which gives the calmest air conditions and so reduces the risk of drift to a minimum. It is for this reason that migratory movements reach their zenith in anticyclonic weather, for within an anticyclone the winds are either light or non-existent, and these conditions may obtain over a wide area for several days. I believe that this lack of wind is the most important of the external proximate factors stimulating the migrant bird. As KRAMER and MATTHEWS have shown, clear skies are also an important factor, and clear skies are normally a property of a spring or autumn high.

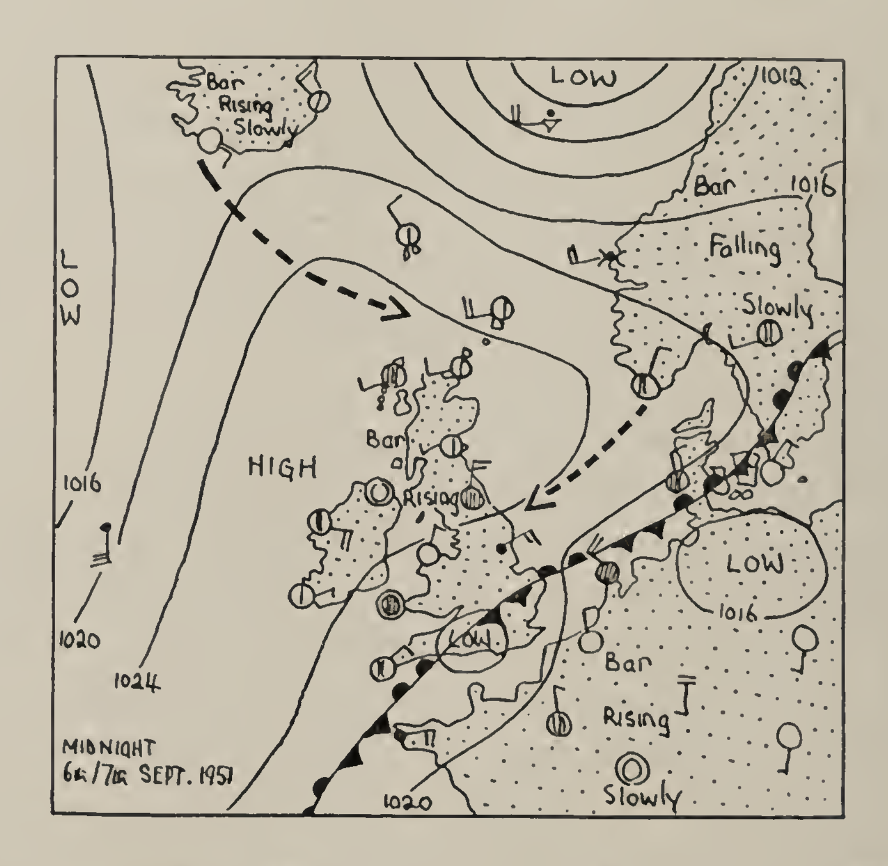


Figure 1. – A local extension of the Azores high pressure system to the north-east Atlantic. The effects of drift are clearly shown in the distribution of migrants on the morning of September 7th, 1951. Fair Isle received *Calcarius lapponicus* (15), *Oenanthe oe. leucorrhoa*, *Motacilla a. alba*, and *Charadrius apricarius*, all from the north-west in the west-north-west airstream of the high; whilst Isle of May (Forth) and Havergate Island (Suffolk) had their autumn peaks of *Muscicapa hypoleuca* and other Continental species in the north-north-east airstream from southern Norway and the Skagerrak.

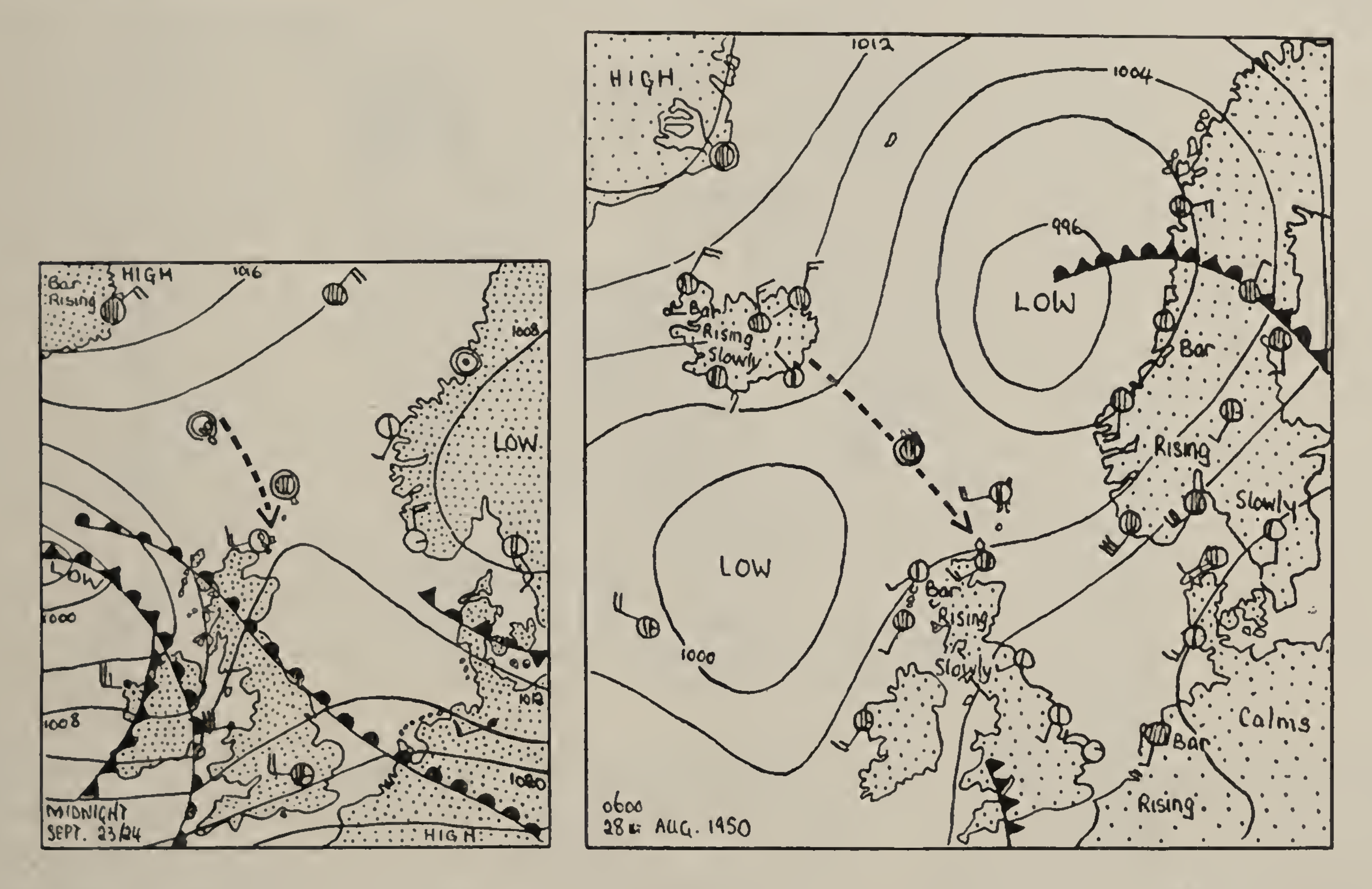
Movements through Fair Isle of birds from Iceland, Faeroes and Shetland in the north-west, whether of local populations or Continental birds previously displaced to this region by drift, are strongly marked whenever an Azorean high extends a ridge north-eastwards to this area in autumn (Figure 1). Low pressure developments, with their stronger winds, extensive cloud-cover and precipitation, inhibit such movements. The pre-eminence of wind and its independence of other factors, such as temperature, is demonstrated by our frequent observations of considerable movements of these same populations in other pressure-systems which produce calms or light airs in this region:

(a) Col: a region where there is lower pressure lying between two adjacent anticyclones on the one hand, and two opposing depressions on the other (Figure 2); and

(b) Cyclonic variable: a situation in which the opposing airstreams of two contiguous low pressure centres cancel each other's effects, creating a comparatively windless central area (Figure 3).

The Icelandic races of Redwing *Turdus musicus coburni* and Merlin *Falco columbarius subaesalon*, as well as passage of Wheatears *Oenanthe oe. leucorrhoa*, White Wagtails *Motacilla a. alba* and Meadow Pipits *Anthus pratensis* are noted under these three types of weather situation. Extensive cols in middle Europe, reaching from the south-east to the Skagerrak, appear to be an essential prerequisite for a really big drift to the northern isles of Continental migrants in spring.

Adjacent high pressure systems may have very different physical properties, depending upon their history since leaving their source. Thus, one which has spent a long time over



Figures 2 and 3.–Col and cyclonic variable situations in the Faeroes area, an incentive to migration in Iceland-Faeroes-Shetland populations and to redetermined passage of Continental drift-migrants previously deflected to the region by south-east winds.

a land mass in the late summer will contain warmer and dryer air than one which has roamed about the North Atlantic, gathering moisture, since leaving the Azores. The shallow high which sits almost perennially on the Greenland ice-cap is a good deal colder, dryer and denser than either. Along the "polar front" where two such air-masses come into contact these different physical properties may interact in such a way as to give rise to the depressions or lows which are a dominant feature of the weather of middle latitudes. In the maritime region of Europe in particular the swift development and rapid movement of such disturbances often brings east or south-east winds to the North Sea, causing the displacement of large numbers of migrants fresh from a Scandinavian high and drifting them off their Dutch, German or Danish "guiding-lines" or from the Skagerrak sea-crossing to the British east coast and Fair Isle and the island outposts beyond. Because of the speed of movement of these depressions the resulting "falls" of birds are generally small and of brief duration; and because of the marked discontinuity of wind direction at the fronts in many cases, they may be very local (Figure 4).

One can have excessive drift, however, – of night migrants especially – without the influence of low pressure complications. Peripherally, high pressure systems in the northern hemisphere have a clockwise-moving air-flow, so that southwards of the centre of an anticyclone there is a westwards moving stream of air which becomes more pronounced as distance from the centre increases. Even over a continent which is enjoying optimal migration weather, therefore, there is a progressive westwards displacement of the whole "broad front" of migration affecting a vast population of birds, if the anticyclone is well-established over a wide area, and the nights are dark enough to cause the flocks to "fly blind".

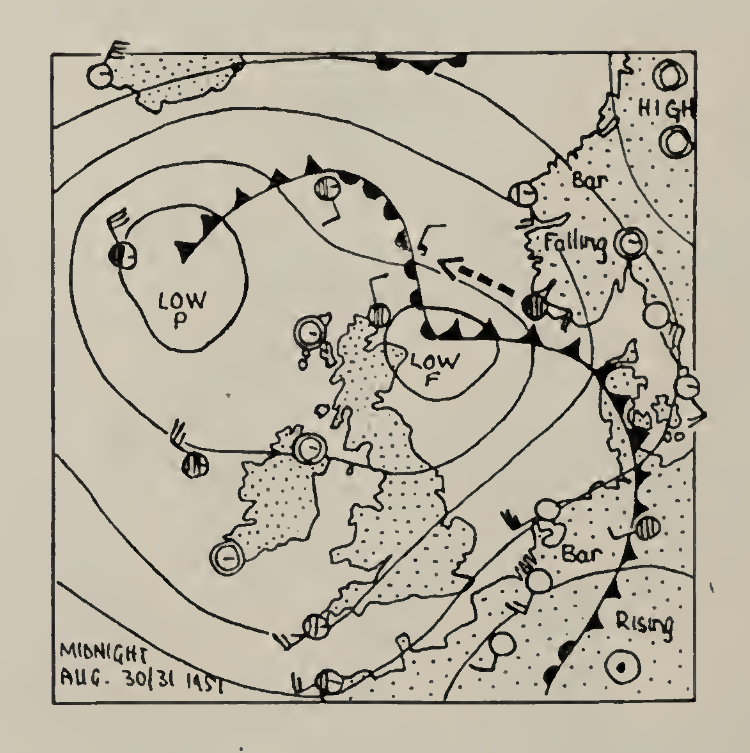


Figure 4. – Cyclonic drift to Fair Isle from the Skagerrak within the warm sector of Low F (secondary to Low P), August 30th–31st, 1951. A first peak at Fair Isle of *M. a. alba* from Norway (for later peak from north-west, see Figure 1); also *Phylloscopus trochilus*, *Sylvia borin*, *Saxicola rubetra*, *M. hypoleuca*, a *Carpodacus erythrinus*, and unusual numbers of *Tringa totanus*, *T. hypoleucos*, and *Philomachus pugnax*. The cold front turned north-westwards during the morning and throughout the day there was cyclonic immigration of 500 + *Larus canus* from west-central Norway. Owing to wind-discontinuity at the cold front there were no arrivals along the east coast on 31st, the fall of migrants being confined to Fair Isle and Shetland.

The classic case of the whole of a migration front being turned in this way occurred at the beginning of October 1951 when Robins *Erithacus rubecula* poured in their thousands into the eastern counties of Britain on light to moderate easterly winds (JENKINS, 1953) (Figure 5). SVÄRDSON (1953) rejects the view that anticyclonic weather releases the start of migration on the grounds that this great movement reached Sweden *before* the arrival of anticyclonic conditions there, but he overlooks the fact that this "avalanche" was derived from trans-Baltic drift out of a vast ridge of high pressure then covering Finland and western Russia. A further striking instance of large scale drift of this kind was the entry into Britain in June and August 1953 of successive waves of Crossbills *Loxia curvirostra* whose "irruption" was set in motion by the development of an intensive polar high (WILLIAMSON, 1955a). The most spectacular rushes of autumn at Fair Isle and the Isle of May invariably coincide with anticyclonic developments over

Scandinavia, causing down-wind drift from the Skagerrak crossing or the coastal "guiding-line" as far to the south as Holland.

Research at Fair Isle has shown that the weight-loss in a small bird which is forced to cross the North Sea may be between 20 and 30% (it is greatest if the drift is cyclonic and the bird has to pass through frontal disturbances). It is clear that a migrant must make frequent and regular halts for recuperation, and a bird which finds itself wind-drifted over any inhospitable zone must continue flying until it reaches a habitat where

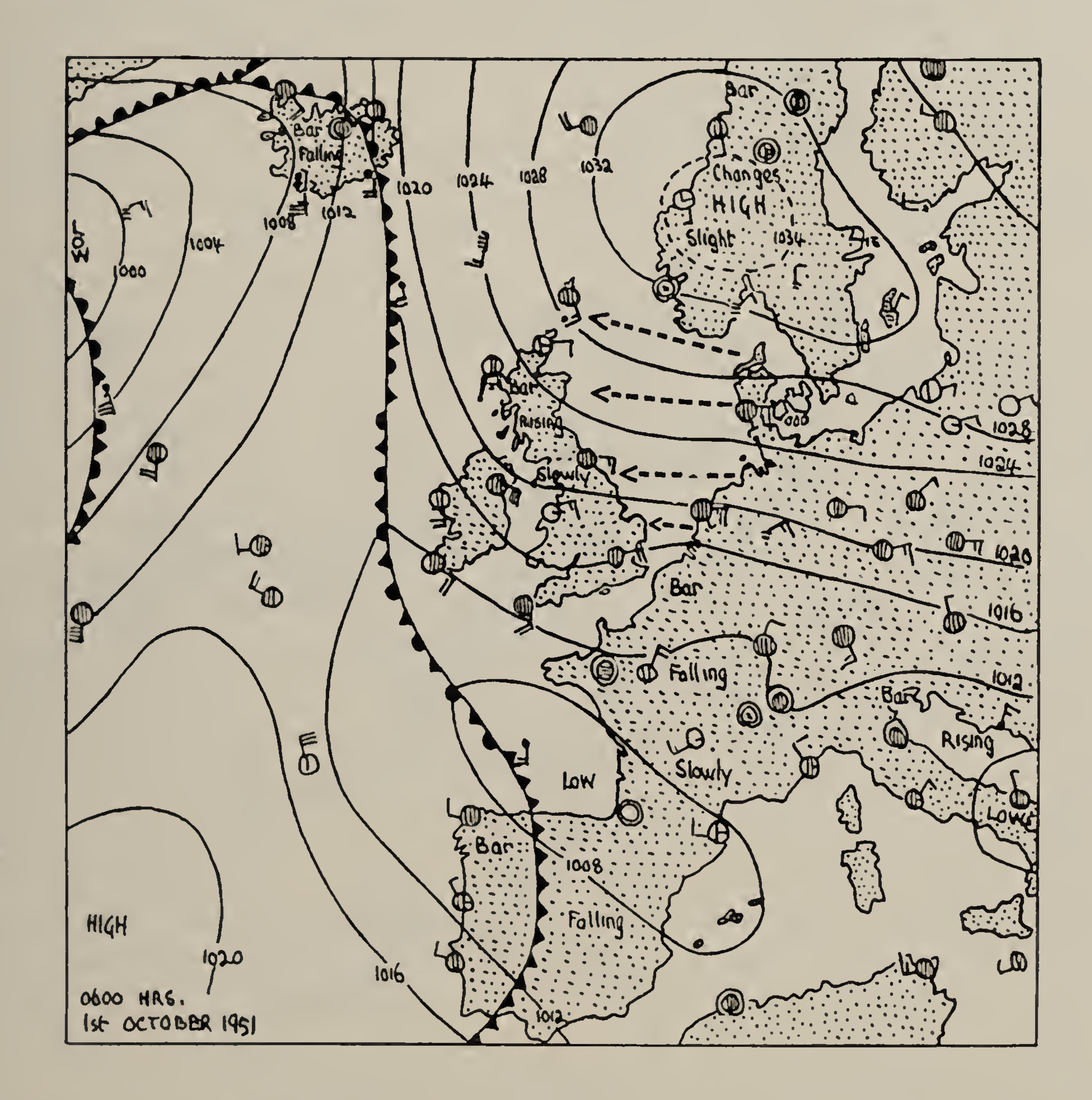


Figure 5.–Heavy North Sea drift in light to moderate easterly airstream of *Erithacus rubecula* and other species (including *Ph. inornatus* and *collybita* subsp. at Fair Isle) below a vast Scandinavian anticyclone which had moved westwards from Russia during the preceding few days. For details see Jenkins (1953).

it is able to rest and feed. Even if the bird possessed an innate faculty of orientation independent of the sun and visual cues it is in the interests of survival to make a down-wind drift; for by doing so the bird adds wind-speed to its own flight-speed, covering the longest distance in the shortest time and with the least deterioration of its limited physical resources. Down-wind drifting could well be an adaptation in migratory stocks. It is interesting to note that Matthews' (1953) releases of Manx Shearwaters *Procellaria puffinus* to test their homing ability showed a strong tendency to down-wind movement under cloudy conditions.

The essence of this concept of migrational drift, therefore, is that it is a movement down-wind in the absence of navigational aids, in an attempt to clear quickly a hostile zone. It is a fundamental cause of the vagrancy here of American birds, first displaced from the Gulf of St.Lawrence or the New England coast by parallel conditions to those which I have described for the North Sea, and then carried across the Atlantic in the strong westerlies of the storm-track (WILLIAMSON, 1954b). It is a fundamental cause of the vagrancy in western Europe of so many asiatic species: for the Mediterranean, the Black



Figure 6

and Caspian Seas and the extensive deserts to the eastward must contribute to the drift of large numbers of asiatic birds every year, a few of which eventually get as far west as the British Isles. This phenomenon is especially noticeable in seasons when there is an early growth of the vast Siberian anticyclone, as in 1949 and 1951, when Yellow-browed Warblers *Phylloscopus inornatus* appeared in unusual strength at Fair Isle, together with other eastern rarities. It is not mere chance that Italy, a barrier reaching out into the Mediterranean Sea, and Britain, the last bulwark in the west, intercept eastern rarities in excess of less favourably situated European lands such as the Scandinavian countries.

Discovery of the nature of this drift and the enormous scale on which it takes place has brought about a complete revision of our ideas of the nature of spring and autumn passage-migration through the British Isles. The orthodox and long-established view of

"trunk-lines" of migration linking south-west Norway and Scotland is no longer tenable, and in place of the map drawn by W. Eagle Clarke (1912), and adapted for all subsequent works on migration through Britain, I offer the one reproduced as Figure 6. The lines shown must not be regarded as "routes" in the formal sense; they represent, broadly, the main approaches, and I have named them in accordance with the pressure-pattern responsible for the drift. The cyclonic approaches are the successive stages due to the north-eastwards path of the Atlantic depressions towards the Icelandic minimum, bringing in the first stage American waders (and occasionally passerines), next Greenland buntings and geese, and finally Icelandic birds; and to the northwards movement of North Sea depressions with easterly winds ahead of their fronts. North-eastwards extensions of the Azores anticyclones also bring Greenland and Iceland birds in the westerly and northerly airstreams on their northern and eastern flanks respectively; whilst the easterlies below the continental highs, particularly those centred on Scandinavia, create the strongest drift-movements of all.

Migrational drift explains why Britain gets her vagrants from half the world over, and it explains the correlation which Eagle Clarke found between bird-movements and anticyclonic weather. It suggests a reason for the early timing of passerine migration generally, discussed by Sir Landsborough Thomson (1953), – for this could well be an adaptation to take the fullest advantage of the sub-tropical belt of anticyclones before their autumn recession. The drift concept opens a new front on which to attack problems concerned with the migrations of individual species, such as the "Northern" Chiffchaffs *Phylloscopus collybita* subsp. (Williamson, 1954a), Crossbill and Lapland Bunting *Calcarius lapponicus* (Williamson and Davis, unpublished). It affords an explanation of the changes in the distribution of birds in our region, both current (Gudmundsson, 1951; Salomonsen, 1951) and historical (Williamson and Meiklejohn, 1954; Williamson 1955b). And it provides a new and promising method of interpreting bird-ringing recovery data, the more so since it is already clear from a preliminary examination of a number of bird observatory records that drifted birds quite obviously have a faculty for accurate re-orientation, and are not "disorientated waifs" as some students of migration have claimed.

I am grateful to Mr. James Fisher for presenting this paper on my behalf and also to the Controller of Her Majesty's Stationery Office for permission to reproduce Figures 1–5 based on the synoptic charts published in the *Daily Weather Report* of the Meteorological Office of the Air Ministry.

SUMMARY

Investigations at Fair Isle Bird Observatory reveal a clear connection between migratory movements and certain patterns of barometric pressure.

Migratory movements are most marked in anticyclonic weather because this combines clear skies for accurate orientation, and the least risk of drift due to lateral winds. Lack of wind is believed to be the external factor stimulating the act of migration, since movements are also noted under other pressure conditions (col and cyclonic variable situations) which have this feature in common, whereas low pressure disturbances with their strong wind-systems inhibit migration.

Drift off coastal and other "guiding-lines" takes place to an enormous extent under conditions unfavourable for navigation, particularly with night-migrants. The greater part of British passage-migration is derived from such drift in easterly weather caused by the movement of depressions in the North Sea, or in the easterly airflow towards the southern periphery of Continental anticyclones. The great autumnal "rushes" of migrants are invariably due to the latter cause.

Reasons are adduced in explanation of the observation that such drift, across a hostile environment, is down-wind. Migrational drift explains the vagrancy in western Europe of American and Asiatic birds, and throws new light on a number of other migration and distribution problems.

REFERENCES

BAXTER, E. V., and RINTOUL, L. J. (1918): *The Birds of the Isle of May: A Migration Study*. Ibis *1918*: 247–287.

CLARKE, W. E. (1912): *Studies in Bird Migration*. Edinburgh.

GUDMUNDSSON, F. (1951): *The Effects of the Recent Climatic Changes on the Bird-life of Iceland*. Proc. 10th Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 502–514.

JENKINS, D. (1953): *Migration in Late September and Early October 1951*. Brit. Birds *46:* 77–98, 121–123.

KRAMER, G. (1952): *Experiments in Bird Orientation*. Ibis *94:* 265–285.

MATTHEWS, G. V. T. (1951): *The Experimental Investigation of Navigation in Homing Pigeons*. J. exp. Biol. *28:* 508–536.

– (1953): *Navigation in the Manx Shearwater*. J. exper. Biol. *30:* 370–396.

RITCHIE, J. (1940): *An Analysis of the Influence of Weather on a Migratory Movement of Birds*. Proc. Roy. Soc. Edinburgh *40:* 299–321.

SALOMONSEN, F. (1935): *Aves. Zoology of the Faeroes*. Copenhagen.

– (1951): *The Immigration and Breeding of the Fieldfare in Greenland*. Proc. 10th Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 241–244.

SVÄRDSON, G. (1953): *Visible Migration Within Fenno-Scandia*. Ibis *95:* 181–211.

THOMSON, A. L. (1953): *The Study of the Visible Migration of Birds: An Introductory Review*. Ibis *95:* 165–180.

WILLIAMSON, K. (1952): *Migrational Drift in Britain in Autumn 1951*. Scott. Natural. *64:* 1–18.

– (1953a): *The Nature of Spring and Autumn Passage Migration through Britain*. Bull. Fair Isle Bird Observatory, No. *10:* 3–10.

– (1953b): *Migration into Britain from the North-West, Autumn 1952*. Scott. Natural. *65:* 65–94.

– (1954a): *"Northern" Chiffchaffs and their Area of Origin*. Brit. Birds *47:* 49–58.

– (1954b): *American Birds in Scotland in Autumn and Winter 1953–1954*. Scott. Natural. *66:* 13–29.

– (1955a): *A Synoptic Study of the 1953 Crossbill Irruption*. Scott. Natural. *66*, in press.

– (1955b): *Migrational Drift and the Yellow Wagtail Complex*. Brit. Birds *48:* 382–403.

WILLIAMSON, K., and MEIKLEJOHN, M. F. M. (1954): *Migrational Drift in the Thirteenth Century*. Bull. Fair Isle Bird Observatory *2:* 59.

III.

SYMPOSIUM

HEARING AND ANALYSIS OF VOICE

GEHÖR UND ANALYSE DER LAUTÄUSSERUNGEN

AUDITION ET ANALYSE DES MANIFESTATIONS VOCALES

Schallsinnesorgane, ihre Funktion und biologische Bedeutung bei Vögeln[1]

Johann Schwartzkopff
Zoologisches Institut der Universität Göttingen

Definitionen

Die in der vergleichenden Physiologie übliche Benennung der Sinne nach dem adäquaten physikalischen Reiz genügt für die Schallwahrnehmung nicht, denn zumindest bei den Wirbeltieren werden Schallschwingungen auf zwei ganz verschiedenen Wegen perzipiert. Darum beziehen wir das beteiligte *Sinnesorgan* mit in die Definition ein und nennen die Wahrnehmung von frequenten mechanischen Schwingungen durch bestimmte Teile des Labyrinthorganes, das sogenannte innere Ohr, *Gehör*. Der *Vibrationssinn* dagegen ist mit seinen Organen über die Körperoberfläche verteilt und findet sich auch in manchen inneren Geweben. Bei den Vögeln wirkt als adäquater Reiz für das Gehör hauptsächlich *Luftschall;* Hören durch Knochenleitung spielt so gut wie keine Rolle. Der Vibrationssinn spricht vor allem auf Erschütterungen der Unterlage an; den adäquaten Reiz nennen wir allgemein *Körperschall*. Diese Abgrenzung ist zwar nicht erschöpfend, reicht aber für unsere Zwecke aus.

Die hier vorgetragenen Definitionen stehen in einem deutlichen Gegensatz zu denen von Pumphrey (1950): "So we can define hearing as follows: an animal *hears* when it *behaves as if* it has located a moving object (a sound source) not in contact with it." Weder scheint mir die Verbindung von «Hören» mit der «Lokalisation einer Schallquelle» allgemein zu gelten, noch – auf den letzten Punkt legt der Autor besonderes Gewicht – sind Gehör und Vibrationssinn durch Fehlen bzw. Vorhandensein eines «Kontaktes der Schallquelle mit dem Körper» charakteristisch verschieden.

Beide Sinne lassen sich bei Mensch *und* Vogel nachweisen. Wir hoffen, durch den Vergleich mit unseren eigenen Sinnesleistungen Lücken in den Kenntnissen von der Sinnesphysiologie der Vögel überbrücken zu können, bleiben uns aber dabei des phylogenetischen Abstandes zwischen den Klassen *Aves* und *Mammalia* bewusst. Die von Säugern und Vögeln unabhängig erreichte Warmblütigkeit und die damit verbundene Steigerung der Lebensintensität hat zu sekundären sinnes-physiologischen Konvergenzen geführt.

Innenohr und Hörtheorie

Im Bau des Innenohres, des wichtigsten Teiles des Gehörorganes, besteht jedoch auch primäre Ähnlichkeit, so dass auch die physiologischen Mechanismen durch die gleiche Hörtheorie beschrieben werden müssten. Mit der Helmholtzschen Resonanztheorie war

[1] Die vorgetragenen Ergebnisse eigener Untersuchungen sind mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft gewonnen worden.

das nicht möglich, da ihr nur die Verhältnisse am Säugerohr zugrunde lagen. Nachdem diese in ihrer Einfachheit bestechende Theorie mit dem heutigen Stand der anatomischen und physiologischen Kenntnisse nicht mehr in Übereinstimmung zu bringen war, haben Forscher, wie v. BÉKÉSY (1942), WEVER (1949), RANKE (1953) und zahlreiche andere neue Vorstellungen entwickelt, die von der Beobachtung ausgehen, dass bei Schalleinwirkung pulswellenartige Flüssigkeitsbewegungen im Innenohr verlaufen. Im speziellen Fall der Säuger mit ihrer unverhältnismässig langen Basilarmembran wird diese von bestimmten Tönen in begrenzten Bezirken besonders stark ausgebaucht, so dass in gewissem Umfang eine Klanganalyse im Sinnesorgan – *periphere Analyse* – möglich ist. Vom vergleichenden Standpunkt ist wesentlich, dass die sogenannte hydrodynamische Theorie nicht mehr diskrete, isoliert schwingende Resonatoren verlangt; damit ist sie im Prinzip auf alle Wirbeltiere anwendbar.

Die Schwingungsvorgänge im Innenohr der Vögel werden dadurch bestimmt, dass dieses Organ dem primitiven Zustand des Fischohres ähnlicher bleibt als das der Säuger. Vor allem fehlen solche Entwicklungsschritte, die bei diesen einer räumlichen Trennung der Erregungsvorgänge für verschieden hohe Töne dienlich sind. Das Innenohr, beim Säuger zur Schnecke eingerollt, ist kurz und nur wenig gekrümmt und gedreht. Mit abnehmender Körpergrösse nimmt innerhalb der Klasse der Vögel die Schneckenlänge relativ zu (Abb. 1). Das gilt sowohl für den Vergleich von Vertretern verschiedener Ordnungen wie innerhalb einer Gruppe, nämlich der Passeres. Nur die Eulen heben sich durch eine ungewöhnlich lange Schnecke aus der verhältnismässig geschlossenen Schar der übrigen Vögel hervor. – In der durch die Punktlage angezeigten Regel drückt sich die allgemeine Tendenz aus, eine gewisse Mindestgrösse für Sinnesorgane nicht zu unterschreiten. Über die Fähigkeit zur Klanganalyse sagt der Befund noch nichts, da – absolut gesehen – die vorzüglich hörenden kleinen Singvögel nicht die Ausdehnung des Gehörorganes ihrer grossen Vettern erreichen.

Im Innern der Schnecke trennt ein Schlauch, der Ductus cochlearis, wie bei den Säugern die flüssigkeitsgefüllten Skalen (Abb. 2). An seinem Ende, der sogenannten Schnekkenspitze, liegt bei den Vögeln wohlausgebildet das ursprüngliche Sinnesorgan, die Lagena. Sie nimmt etwa ein Drittel der Länge der Schnecke ein und ist beim Hörvorgang anscheinend nicht beteiligt. Statt durch ein Helicotrema an der Spitze kommunizieren die Skalen der Vögel durch einen besonderen Gang, den von DE BURLET (1934) beschriebenen Ductus perilymphaticus brevis, nahe der Schneckenbasis. Die Fussplatte des Gehörknöchelchens, welche den Schall durch das ovale Fenster auf die Scala vestibuli überträgt, ist in der Regel viel grösser als bei Säugern gleicher Körpermasse. Auch die Lage von ovalem und rundem Fenster zum Ductus cochlearis macht Flüssigkeitsbewegungen, die sich auf einen Teil des Sinnesorganes gemäss der Resonanztheorie begrenzen sollten, schwer vorstellbar. Allerdings zeigen diese Verhältnisse bei Singvögeln und besonders bei den Eulen eine Tendenz, etwas säugerähnlicher zu werden.

Wohl unter dem suggestiven Einfluss der Helmholtzschen Theorie hat SATOH (1917) eine schematische Abbildung der Vogelschnecke gegeben, die hinsichtlich der Lage der beiden Fenster zur Basilarmembran irreführt. Leider ist durch die Aufnahme dieser Abbildung in die modernen Handbücher der Irrtum kaum mehr ausrottbar verwurzelt worden.

Das eigentliche Sinnesinstrument, mit dessen Verlust das Hörvermögen erlischt, ist

der zur Basilarmembran entwickelte Boden des Ductus cochlearis, auf dem das Cortische Organ aus Haar- und Stützzellen ruht und der durch die Fasern des Hörnerven versorgt wird. Die Basilarmembran misst beim Menschen 31 mm in der Länge und verbreitert sich stetig nach dem Helicotrema zu (Abb. 3). Bei gleichem Hörumfang und Tonunter-

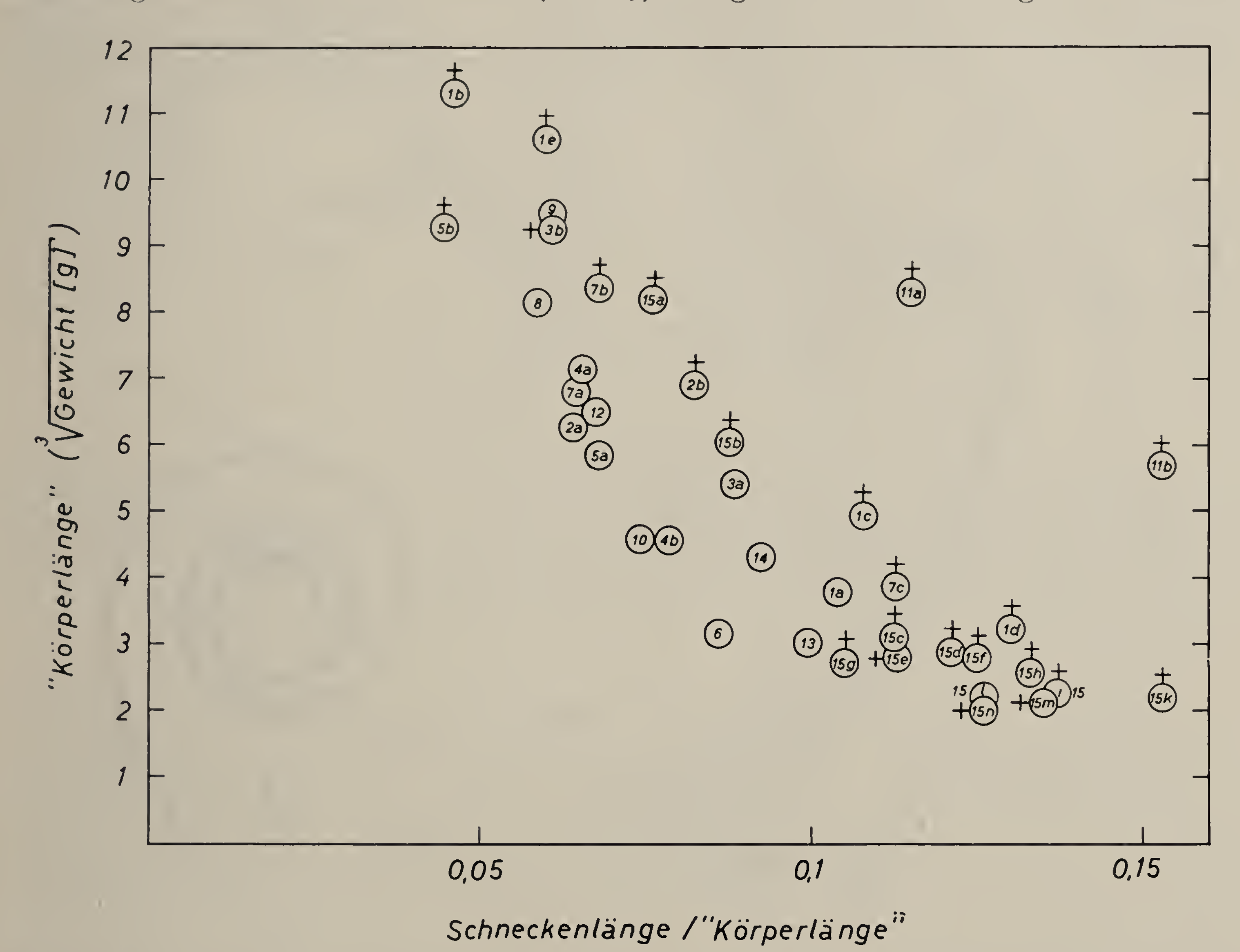


Abbildung 1. Relative Schneckenlänge bei Vögeln (Länge der häutigen Cochlea mit Lagena nach Kimura, 1931, o und eigenen Messungen ♁).

Galli
- 1 *a* *Excalfactoria ch. chinensis*
- 1 *b* *Gallus domesticus*
- 1 *c* *Gallus domesticus* juv. 40 d
- 1 *d* *Gallus domesticus* juv. 1 d
- 1 *e* *Phasianus c. colchicus*

Columbae
- 2 *a* *Columba livia intermedia*
- 2 *b* *Columba livia domestica*

Ralli
- 3 *a* *Rallus aquaticus indicus*
- 3 *b* *Fulica a. atra*

Laro-Limicolae
- 4 *a* *Larus canus major*
- 4 *b* *Heteroscelus incanis brevipes*

Podicipides
- 5 *a* *Podiceps ruficollis japonicus*
- 5 *b* *Podiceps c. cristatus*

Tubinares
- 6 *Oceanodroma l. leucorrhoa*

Anseres
- 7 *a* *Nettion c. crecca*
- 7 *b* *Anas p. platyrhynchos*
- 7 *c* *Anas p. platyrhynchos* juv. 10 d

Gressores
- 8 *Nycticorax n. nycticorax*

Accipitres
- 9 *Milvus l. lineatus*

Cuculi
- 10 *Cuculus canorus telephonus*

Striges
- 11 *a* *Strix a. aluco*
- 11 *b* *Asio o. otus* juv.

Coraciae
- 12 *Eurystomus orientalis calonyx*

Halcyones
- 13 *Alcedo atthis japonicus*

Pici
- 14 *Dryobates major bondcensis*

Passeres
- 15 *a* *Corvus c. corone*
- 15 *b* *Pica p. pica*
- 15 *c* *Passer d. domesticus*
- 15 *d* *Pyrrhula p. minor*
- 15 *e* *Fringilla c. coelebs*
- 15 *f* *Parus m. major*
- 15 *g* *Hirundo r. rustica*
- 15 *h* *Sylvia a. atricapilla*
- 15 *i* *Parus c. caeruleus*
- 15 *k* *Parus p. palustris*
- 15 *l* *Zosterops palpebrosa japonicus*
- 15 *m* *Phylloscopus t. trochilus*
- 15 *n* *Phylloscopus c. collybita*

scheidungsvermögen ist die Basilarmembran eines Papageien (*Chrysotis amazonica*) nur 2,6 mm lang. Die Sinneszellen, beim Säuger in wenigen wohldefinierten Reihen über der Basilarmembran angeordnet, liegen im Vogelohr auf einem Querschnitt im mittleren Bereich zu 30 bis 50 nebeneinander (Abb. 4); nach den Enden zu nimmt ihre Zahl ab. Im Säugerohr werden die Haarzellen durch besondere Strukturen der Stützzellen, die Cortischen Bögen, einzeln verankert und damit voneinander isoliert. Das Fehlen dieser

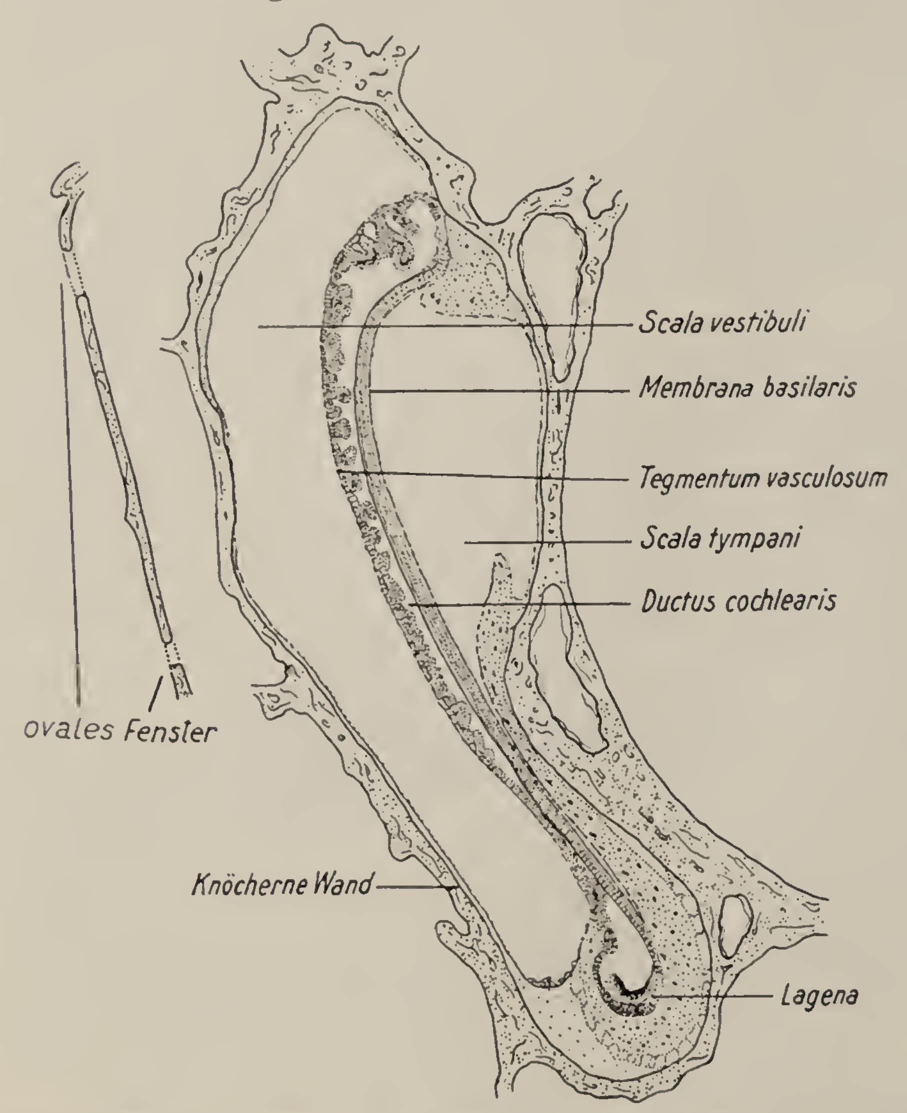


Abbildung 2. Schnecke der Taube längs, etwa 35mal. Beachte die Lage und relative Grösse des ovalen Fensters, das aus einer anderen Schnittebene in die Abbildung hineinprojiziert worden ist. Kombiniert nach SATOH (1917) und BREUER (1907).

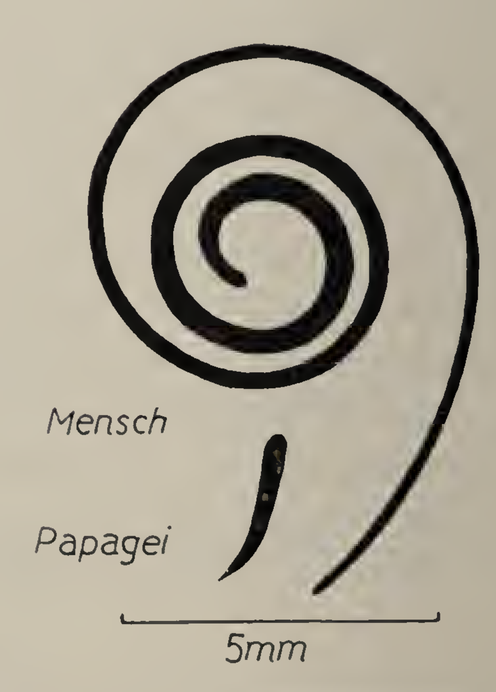


Abbildung 3. Grössenverhältnis der Basilarmembran des Menschen und des ungefähr ebenso gut hörenden Papageien (*Chrysotis amazonica*). Nach WEVER (1949) und DENKER (1907).

Bildungen bei den Vögeln hat schon HASSE (1867) als gewichtigen Einwand gegen die Helmholtzsche Theorie betrachtet.

Für die Erregung der Haarzellen ist ihre Lage zur Deckmembran entscheidend. Diese kutikuläre Bildung steht bei den Säugern nur embryonal mit den Haarzellen in Verbindung (HELD, 1926). Späterhin hebt sie sich ab, so dass die Haare durch Flüssigkeitsströmungen in dem Spalt zwischen Deckmembran und Zelloberfläche abgebeugt werden. Bei den Vögeln wie bei den Fischen und in den übrigen nicht dem Gehör dienenden Sinnesendstellen des Labyrinthes aller Wirbeltiere bleiben die Haare fest mit der Membran verbacken (Abb. 5). Die bei Schallreizung auftretenden Relativbewegungen zwischen Deck- und Basilarmembran müssen infolgedessen zahlreiche Zellen gleichzeitig erregen.

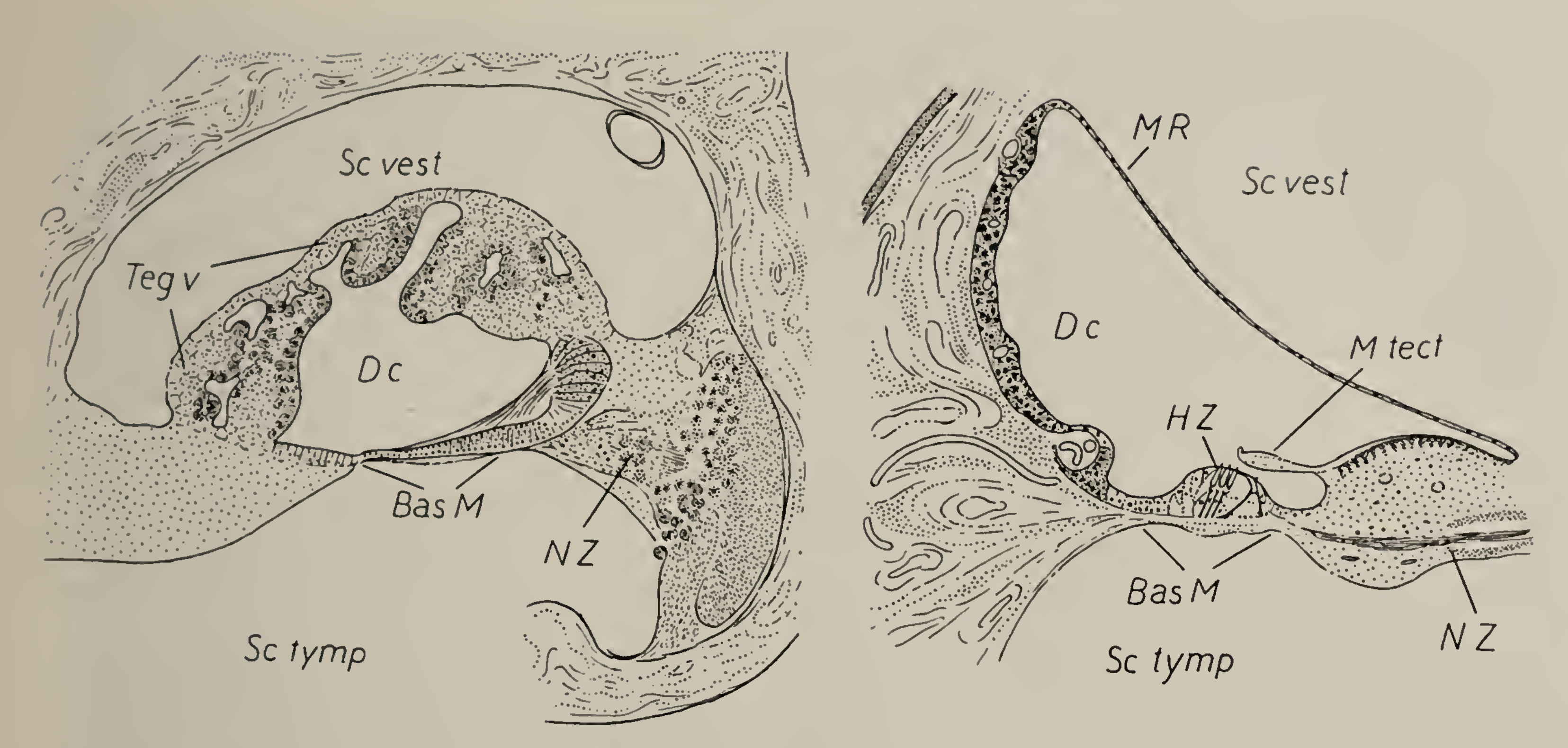


Abbildung 4. Gehörorgan der Ente (links) und des Menschen quer. Die Skalen im etwa dreimal stärker als das Entenpräparat vergrösserten menschlichen Ohr sind auch absolut wesentlich geräumiger als in jenem. *Bas M* Basilarmembran, *Dc* Ductus cochlearis, *HZ* Haarzellen, *MR* Membrana Reissneri, *M tect* Membrana tectoria, *NZ* Nervenzellen des Nervus Acusticus, *Sc tymp* Scala tympani, *Sc vest* Scala vestibuli, *Teg v* Tegmentum vasculosum. Nach SATOH (1917) und HELD (1926).

Weiter ist das der Basilarmembran gegenüberliegende «Dach» des Ductus cochlearis zu dem massigen Tegmentum vasculosum ausgebildet (Abb. 4), in traubenförmigen Zotten angeordnete einzellige Drüsen und Blutgefässe. Sie erstrecken sich in unregelmässigen Streifen quer zur Längsachse des Ductus cochlearis und gliedern sein Inneres (bei Singvögeln) in 20 bis 30 Abschnitte. In den Zotten wird die Endolymphe abgeschieden (AMERLINCK, 1923, 1930). Auf die Klanganalyse wirkt sich ihr Vorhandensein dämpfend aus, da sie die Schallenergie auf einen relativ breiten Abschnitt der Basilarmembran verteilen. – Diese Sonderbildung bei den Vögeln ist um so erstaunlicher, als die ent-

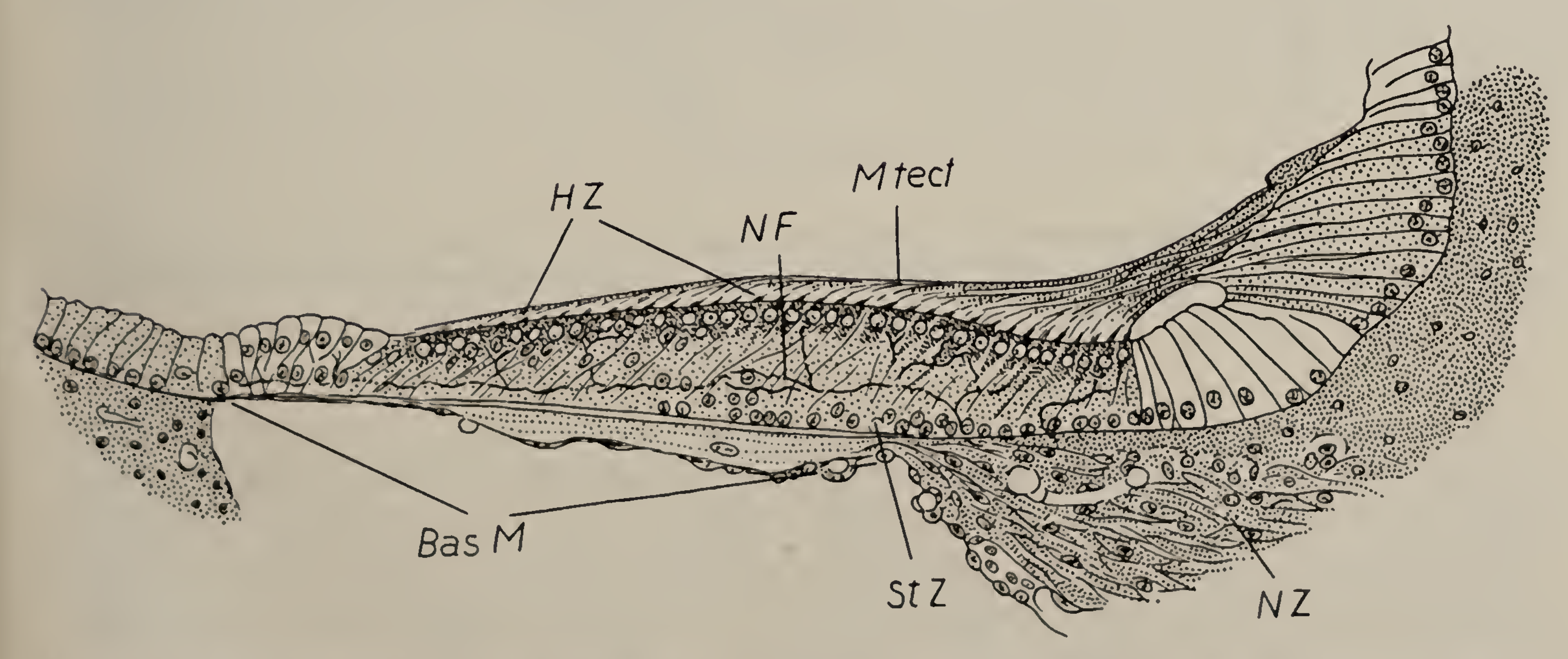


Abbildung 5. Cortisches Organ der Ente, etwa 300 ×. *NF* Nervenfasern (Verlauf vervollständigt nach HELD, 1926), *StZ* Stützzellen, im übrigen wie Abbildung 4. Nach SATOH (1917).

sprechende Stelle in der Wand des Innenohres bei den niederen Sauropsiden bereits dünn ist; im Säugerohr findet sich die extrem zarte Reissnersche Membran.

Nur der Umstand, dass die Basilarmembran der Vögel beträchtlich länger als breit ist – das Verhältnis beträgt 13:1 beim Papageien (Denker, 1907) gegenüber 100:1 beim Menschen (siehe Wever, 1949) und etwa 2:1 bei den Anamniern (de Burlet, 1934) –, spricht für die Möglichkeit einer getrennten Erregung von Sinneszellen bei Einwirkung verschieden hoher Töne. Günstigstenfalls könnten auf diese Weise entsprechend der Gliederung des Tegmentum vasculosum 20 bis 30 Tonhöhen unterschieden werden. Die Tonskala gut hörender Vogelarten umfasst aber etwa das Hundertfache. Diese Differenz lässt sich nur durch die Annahme einer Klanganalyse *überwiegend im Gehirn* der Vögel überbrücken – *zentrale Analyse* –. Auch die vergleichende Betrachtung unterstützt diese Behauptung, da die Fische ganz ohne peripheren Analysator über ein gutentwickeltes Tonunterscheidungsvermögen (für Töne unter 1000 Hz, Dijkgraaf, 1952) verfügen. Zugleich wird durch unsere Auffassung die speziell von Wever (1949) entwickelte dualistische Hörtheorie bekräftigt, nach welcher auch im Ohr der Säugetiere bis zu einer Tonhöhe von 5000 Hz die zentrale Analyse beteiligt ist. Nur für die Wahrnehmung von höchsten Tönen soll *allein* die räumliche Trennung der Erregung auf der Basilarmembran die Schlüssel zur Klangempfindung liefern.

Der Hörnerv kann Tönen über rund 1000 Hz nicht mehr mit synchroner Entladung *einzelner* Fasern folgen. In dem Bereich zwischen 1000 und 5000 Hz arbeitet er nach dem «Salvenprinzip», das heisst, die Einzelfaser spricht nur auf jede zweite bis fünfte Tonschwingung an, der Nerv als Ganzes entlädt sich aber noch synchron mit der Tonfrequenz (Wever, 1949).

Die Weitergabe der Erregung von den Haarzellen an die sie umgebenden Ausläufer des Hörnerven ist bei allen Wirbeltieren die gleiche. An den Zellen treten im Rhythmus des einwirkenden Schalles elektrische Potentialschwankungen auf, die die Empfindlichkeit des Ohres widerspiegeln. Die Potentiale sind stark genug, um die Hörnervenfasern erregen zu können (Wever, 1949). – Manche Forscher glauben, dass im einzelnen noch hypothetische Stoffe bei der Erregungsübertragung eine Rolle spielen (vgl. Ranke, 1953). – Über die Weiterleitung und Verarbeitung der Nervenerregung im Gehirn der Vögel sind noch kaum Einzelheiten bekannt.

Äusseres Ohr

Das äussere und Mittelohr der Vögel – als *Hilfsapparat* dem eigentlichen Sinnesorgan gegenübergestellt – geht zum Teil aus wesentlich anderen morphologischen Elementen hervor als das der Säuger. In seiner Wirkungsweise kommt es ihm aber konvergierend sehr nahe; hier wie dort bestimmt es die Empfindlichkeit des Gehörs.

Das äussere Ohr ist bei den meisten Vögeln aus aerodynamischen Gründen im Kopfgefieder verborgen und wird daher leicht übersehen oder doch in seiner Bedeutung unterschätzt. Es dient zum Auffangen des Schalles und hat daneben die oft mit der ersten konkurrierende Aufgabe, das empfindliche Trommelfell zu schützen. Dies ist relativ grösser und liegt weniger tief in den Schädel versenkt als bei den Säugern. Beim raschen Flug, beim Schwimmen unter Wasser oder gar beim Stosstauchen wird das Trommelfell ganz besonders beansprucht. Fast alle Vögel besitzen um die leicht deformierbare Ohröffnung

herum Muskeln, die deren Verkleinerung oder vollständigen Verschluss möglich machen. Viele Eulen, deren Ohröffnung die ganze Seitenwand des Schädels einnimmt, haben die bekannten, das Ohr praktisch verschliessenden vorderen Ohrklappen. Singvögel weisen einen besonderen Mechanismus am Trommelfell auf: die bei anderen Arten in dieses miteinbezogene Haut des Gehörganges bleibt von der tieferliegenden Schicht (Paukenhöhlen-Schleimhaut) getrennt und kann sich abheben (Schwartzkopff, 1949b). Taucher verfügen über einen besonders engen äusseren Gehörgang als Anpassung an die Lebensweise.



Abbildung 6. Anpassungserscheinungen an den Federn des äusseren Ohres beim Gimpel (*Pyrrhula pyrrhula*); links Feder vom hinteren Ohrrand (Schalltrichter), Mitte normale Feder vom Scheitel, rechts vor der Ohröffnung stehende schalldurchlässige Feder, rund 10 ×.

Andererseits soll der Schall möglichst ungehindert in das Ohr eintreten können. Hierzu sind oft die vor dem Ohr stehenden, dieses überdeckenden Federn mit besonders locker verteilten Rami versehen (Abb. 6); Radii und Radioli sind gering entwickelt. – Nicht bei allen Vögeln, aber doch recht häufig lassen sich die hinteren Ohrränder zu kleinen Schalltrichtern aufrichten, wie man etwa an einem mit lockerem Gefieder singenden Vogel direkt beobachten kann. Auf einer Hautfalte hinter der Ohröffnung sind

dann sehr dichte Federn eng aneinander zu einer Muschel geordnet. Immerhin folgen erst in weitem Abstand hinter den Eulen, deren Lebensweise bis zur Gehörgangsasymmetrie führende Schalltrichter herausgezüchtet hat, die Singvögel, Raubvögel und die einheimischen Wildhühner. Tauben, Enten, Wasserhühner und Taucher haben keinen Schalltrichter ausgebildet. Nach dem Flächenverhältnis von Trommelfell zur Trichteröffnung kann man die schallsammelnde Wirkung des Aussenohres schätzen: Ente (keine Verstärkung): 1, Singvogel: 3–6, Eule: 15–50fach.

Mittelohr

Das Mittelohr besteht aus dem Trommelfell als Verschluss der Paukenhöhle und der an ihm befestigten knorpelig-elastischen Extracolumella, deren knöcherner Fortsatz, die Columella, mit der Fussplatte beweglich im ovalen Fenster eingelassen ist. Die Extracolumella stülpt mit ihrem Hauptteil das Trommelfell zeltartig vor; andere Fortsätze ziehen zum Hinterrand des Trommelfells. Die Spannung der Extracolumella und damit die Beweglichkeit des Trommelfells wird durch einen besonderen Muskel reguliert. Ein sehniges Band, das Ligamentum Platneri, wirkt antagonistisch zu dem Muskel und gibt Extracolumella und Columella nach vorne Führung. Nur der letzte Teil des Mittelohrapparates findet im Säugerohr ein Homologon, und zwar im Steigbügel.

Ganz im Gegensatz zum *Innenohr*, in dessen Feinbau sich keine bemerkenswerten artlichen Unterschiede entdecken lassen, zeigt das *Mittelohr* in seinem Bau charakteristische Besonderheiten, die offenbar in Beziehung zur Gehörsempfindlichkeit stehen. Allerdings können wir die physiologischen Auswirkungen noch nicht in allen Einzelheiten übersehen.

Die wichtigste Aufgabe des «schallübertragenden Apparates» liegt in der *akustischen Anpassung* der Schwingungen der Luftmoleküle an solche der Innenohrflüssigkeit. Ohne Anpassung würde – wie beim Auftreffen von Luftschall auf Wasser – die Energie zu 99,9% reflektiert werden! Derartige Verluste werden durch die leichte Beweglichkeit des Trommelfelles vermieden. Die luftgefüllten Hohlräume der Schädelknochen – schon TIEDEMANN (1810) ist deren besondere Entwicklung bei gut hörenden Arten aufgefallen –, die sich an die im übrigen sehr flache Paukenhöhle anschliessen, erlauben dem Trommelfell Bewegungen gegen nur geringen akustischen Widerstand.

TIEDEMANN, ein in vieler Hinsicht hochverdienter Forscher, hat seinerzeit die Lufträume im Schädel als Resonatoren aufgefasst. Die von zahlreichen kleinen Trabekeln und partiellen Scheidewänden durchsetzten Kammern müssen ihrem Bau nach gerade entgegengesetzt als Schall*schlucker* angesprochen werden. Im Experiment wird dies dadurch bewiesen, dass die beiden Paukenhöhlen zwar durch die Hohlräume verbunden sind, sich aber nur bei ganz tiefen Tönen (um 50 Hz, WADA, 1923) gegenseitig beeinflussen (SCHWARTZKOPFF, 1952). Auch die Dimensionen der Hohlräume lassen Resonanz im Hörbereich nicht zu.

Charakteristisch für die akustische Anpassung ist weiter eine Kraftübersetzung, die *zum Teil* durch die verschiedenen Flächengrössen von Trommelfell und Columella-Fussplatte erzielt wird (Tabelle 1). Es zeigt sich, dass zwar die Trommelfellfläche bei kleinen Vögeln verhältnismässig zunimmt; hier gilt die gleiche Beziehung wie für die Grössenverhältnisse des Innenohres, auch sind die Eulen (wie in Abb. 1) durch besonders grosse Trommelfelle ausgezeichnet. Das Übersetzungsverhältnis Trommelfell: Fuss-

TABELLE I

Flächen von Trommelfell (beweglicher Anteil), Columella-Fussplatte und Körper (Gewicht$^{2/3}$) sowie deren Verhältnisse bei einigen Vögeln

Art	Körperfläche (Gewicht $^{2/3}$) cm²	Relative Trommelfell-grösse (Trommelfell/ Körperfläche)	Trommelfell-fläche, cm²	Columella-Fussplatten-fläche, cm²	Flächen-übersetzung (Trommelfell/ Fussplatte)
Phylloscopus collybita	4,0	0,020	0,078	0,0036	22
Phylloscopus trochilus	4,5	0,021	0,094	0,0034	28
Parus communis	5,0	0,018	0,089	0,0039	23
Parus caeruleus	5,1	0,016	0,084	0,0032	26
Hippolais icterina	5,7	0,015	0,086	0,0030	29
Sylvia atricapilla	6,6	0,019	0,126	0,0044	29
Hirundo rustica	7,4	0,010	0,071	0,0038	19
Fringilla coelebs	7,9	0,015	0,114	0,0041	28
Parus major	7,9	0,013	0,104	0,0042	25
Pyrrhula pyrrhula[1]	9,0	0,013	0,117	0,0048	24
Passer domesticus	9,6	0,0094	0,091	0,0042	22
Turdus merula	20,9	0,0077	0,160	0,0073	22
Pica pica	35,5	0,0075	0,265	0,0116	23
Corvus corone	65,5	0,0053	0,347	0,0151	23
Asio otus	44,9	0,0107	0,480	0,0120	40
Strix aluco	66,4	0,0089	0,593	0,0198	30
Columba livia	47,8	0,0043	0,204	0,0116	14
Gallinula chloropus	41,7	0,0032	0,132	0,0078	16
Fulica atra	84,0	0,0025	0,209	0,0106	19
Anas platyrhynchos	82,5	0,0034	0,285	0,0109	26
juv. 10d	15,2	0,0054	0,082	0,0055	15
Buteo buteo	86,1	0,0039	0,330	0,0180	18
Podiceps cristatus	86,0	0,0016	0,140	0,0095	16
Phasianus colchicus	113,0	0,0033	0,368	0,0133	28
Gallus domesticus	153,0	0,0019	0,291	0,0133	22
juv. 40d	27,6	0,0052	0,144	0,0083	17
juv. 1d	10,5	0,0066	0,069	0,0060	11
Grus grus	245,0	0,0017	0,418	0,0169	25

[1] Für *Pyrrhula* habe ich (1949b) andere Werte angegeben, die infolge eines Irrtums bei der Berechnung der optischen Vergrösserung nicht zutreffen.

platte ist dagegen nicht von der Körpergrösse, sondern von der Lebensweise abhängig. Weit an der Spitze stehen die Eulen. Unter den Singvögeln zeichnen sich die guten Sänger aus, während die Schwalbe – auch hinsichtlich ihres Trommelfell-Körper-Verhältnisses – abfällt. Die nicht zu den Passeres oder Striges gehörenden Arten haben in der Regel ein weniger gut angepasstes Ohr.

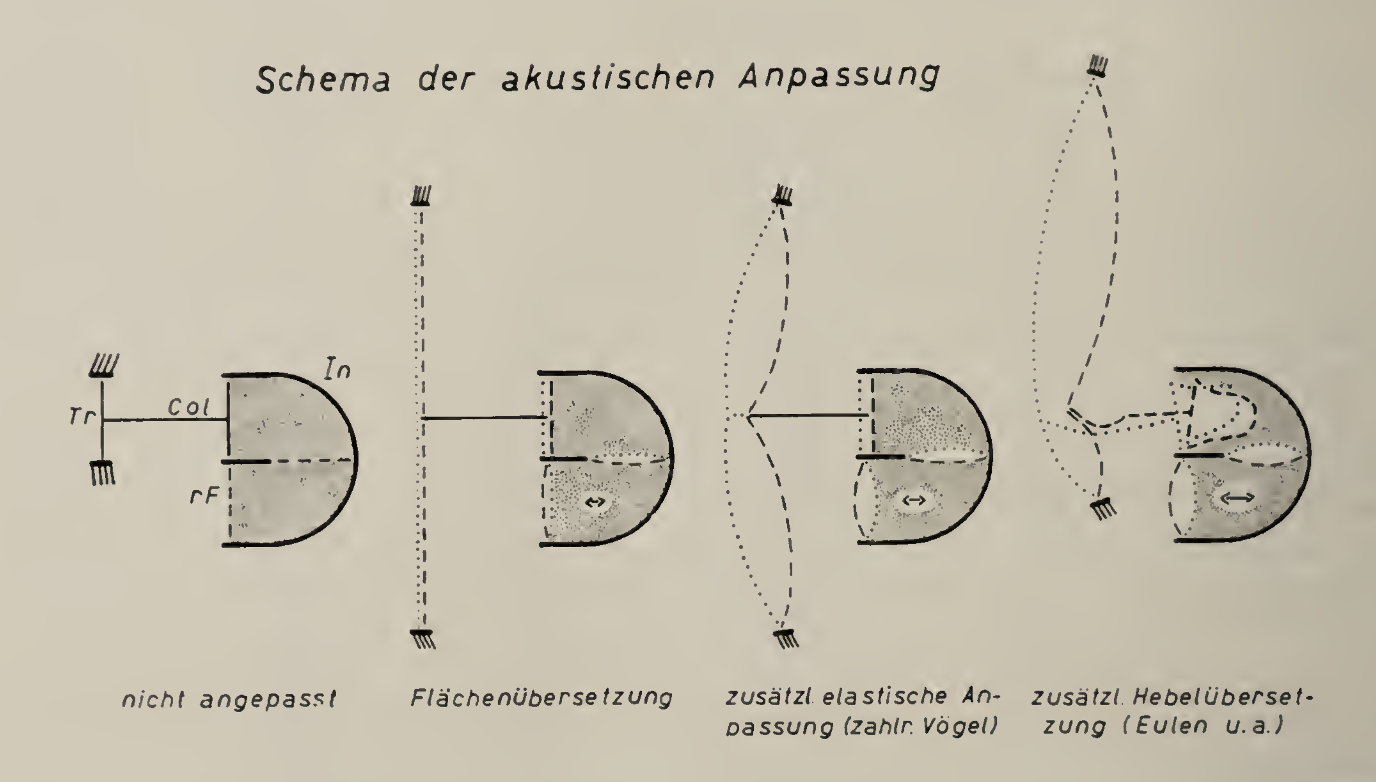


Abbildung 7. Vogelohr, schematischer Querschnitt. Die Exkursionen der beweglichen Teile bei Schalleinwirkung (durch Punktierung bzw. Strichlierung dargestellt) etwa 10^5-fach übertrieben. *Col* Columella mit Fussplatte im ovalen Fenster (Extracolumella nicht besonders hervorgehoben), *In* Innenohr mit der Trennwand der Basilarmembran, *rF* rundes Fenster, *Tr* Trommelfell, ⟷ Amplitude der Flüssigkeitsbewegung im Innenohr.

Die in Tabelle 1 mitgeteilten Werte dürfen nicht kritiklos als Ausdruck der Feinhörigkeit angesehen werden. Dieser erste Versuch einer vergleichenden Darstellung von Mittelohreigenschaften – auch von anderen Wirbeltiergruppen ist nichts Näheres bekannt – ist wegen des geringen verfügbaren Materials bei einer intraspezifischen Variabilität von $\pm 5\%$, vor allem aber wegen der noch ganz unbekannten Unterschiede in den elastischen Eigenschaften des Mittelohres, kaum mehr als ein Hinweis auf ungelöste Probleme. Dazu gehört unter anderem die Änderung des Übersetzungsverhältnisses während der Individualentwicklung, wie sie zwischen Eintagskücken und Huhn auftritt.

Die Kraftübersetzung wird dadurch noch verbessert, dass das Trommelfell zwischen «Zeltspitze» und Trommelfellrand die grössten elastischen Schwingungen vollzieht (Abb. 7). Diese Bewegungen führen zu rhythmischen Spannungsänderungen der Extracolumella, die sich als Druckstösse auf die Columella fortpflanzen. Deren Bewegungen sind bei normalen Lautstärken unmessbar klein. Sie verlaufen im wesentlichen stempelartig (Pohlman, 1921). Bei manchen Arten, so zum Beispiel bei den Eulen, wo die Extracolumella das Trommelfell sehr weit *exzentrisch* unterstützt (Abb. 8), führt der Gehörknochen daneben nickende oder hebelnde Bewegungen um den Rand des ovalen Fensters als Gelenk aus – die Hebelbewegung ist sonst ein typisches Übersetzungsmittel des Säugerohres. Durch die hohen Geschwindigkeiten der Schallschwingung entstehen

um die Drehachse beträchtliche Drehkräfte, die (wie im Säugerohr) technisch gesprochen eine Massenauswuchtung beiderseits des Drehpunktes erfordern (vgl. RANKE, 1953). Dieser Auswuchtung dienen eigentümliche Verlängerungen der Fussplattenunterseite, deren Form zugleich die Bildung von Wirbeln in der Innenohrflüssigkeit vermeidet.

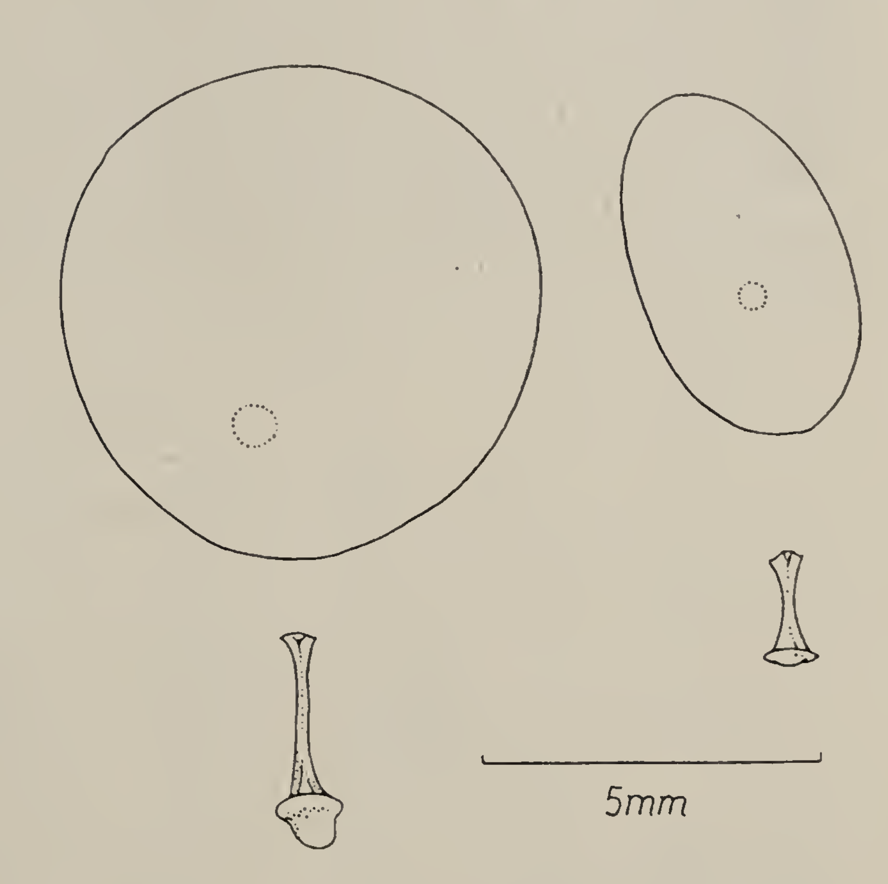


Abbildung 8. Trommelfell und Columella-Fussplatte von *Tyto alba* (links) und *Pyrrhula pyrrhula*. Dem exzentrischen Unterstützungspunkt des Trommelfelles der Schleiereule entspricht eine beträchtliche Vorwölbung der Fussplattenunterseite. Nach KRAUSE (1901), FREYE-ZUMPFE (1952/53) und eigenen Beobachtungen.

Die hier gegebene Deutung der Fussplattenform wird unter anderem auch durch die verschiedene Breite des Befestigungsringes in der Zirkumferenz der Fussplatte (Annulus fibrosus) bei vielen Vögeln Abb. 2!) gestützt, der ungleiche Exkursionen der Fussplattenränder entsprechen müssen. KRAUSE (1901), der vortreffliche Abbildungen der Columella zahlreicher Vögel mitteilt, findet, dass die Aufblähung des Bodens der Fussplatte bei gut hörenden Arten besonders stark ist. Sein Schluss, dass in dem Knochenhohlraum der Fussplatte (stets unter 1 mm^3) durch Resonanz eine auf das Innenohr wirkende Schallverstärkung einträte, ist akustisch indiskutabel.

Ebenfalls zur Anpassung beitragen dürfte die besondere Grösse des *runden* Fensters der Vögel; es nimmt in der Regel die doppelte Fläche des ovalen ein, bei Eulen etwa die fünffache. Dadurch wird die Beweglichkeit der Columella-Fussplatte verbessert. Bei den Papageien allerdings ist das runde Fenster durch eine fibröse Platte nahezu blockiert (DENKER, 1907).

Die Wirksamkeit der gesamten Mechanismen des Mittelohres ist summarisch für Singvögel bekannt, wo sein Verlust die Gehörsempfindlichkeit auf 1/75 bis 1/100 herabsetzt (SCHWARTZKOPFF, 1949b, 1952). Aus der durch das Flächenverhältnis erst zum Teil bestimmten Anpassung kann man weiter abschätzen, dass diese bei höheren Frequenzen besser ist als im menschlichen Ohr, wo das Optimum schon bei 800 Hz gefunden wird. Dies ist darum wichtig, weil die hohen Töne, die unserem Innenohr durch *Knochenleitung* zugeführt werden (vgl. RANKE, 1953), das Vogelinnenohr über den schallübertragenden Apparat erreichen müssen. Dieses ist durch die umgebenden Lufträume gegen Knochenleitung isoliert (DENKER, 1907).

Gehörsempfindlichkeit

Obwohl das hier entwickelte Bild die Funktionsabläufe im Vogelohr in grossen Zügen erfasst, erlaubt es vorläufig doch nur sehr allgemeine Voraussagen über die Leistungsfähigkeit der einzelnen Arten. Hier helfen nur Untersuchungen von Fall zu Fall weiter, wobei neben der Dressurmethode die elektrischen Erscheinungen im Innenohr wertvolle Aufschlüsse liefern. Aber auch mit der nötigen Kritik ausgewertete feldornithologische Beobachtungen sind als Gelegenheitsexperimente sehr nützlich.

Dressiert man Vögel auf immer tiefere Töne, so enden die Reaktionen bei etwa 50 Hz (Tabelle 2); der Ton entspricht etwa dem Brummen eines Radiogerätes. Wahrscheinlich begrenzt die Luftverbindung zwischen beiden Ohren die Wahrnehmung tieferer Töne,

TABELLE 2

Hörbereich verschiedener Vögel und des Menschen

Art	Untere Hörgrenze (Hz)	Grösste Empfindlichkeit (Hz)	Obere Hörgrenze (Hz)	Methode[1]	Autor
Homo sapiens	16	1000–2800	10000–24000		
Melopsittacus undulatus	40	2000	14000	*D*	KNECHT (1940)
Loxia curvirostra			20000	*D*	KNECHT (1940)
Sturnus vulgaris	< 100	2000	15000	*D*	GRANIT (1941)
Passer domesticus			18000	*D*	GRANIT (1941)
Erithacus rubecula			21000	*D*	GRANIT (1941)
Chloris chloris			20000	*D*	GRANIT (1941)
Pyrrhula pyrrhula			21000	*D*	GRANIT (1941)
	< 100	3200		*D*	SCHWARTZKOPFF (1949)
	< 200	3200	20000–25000	*C*	SCHWARTZKOPFF (1952)
Fringilla coelebs	< 200	3200	29000	*C*	SCHWARTZKOPFF (unveröffentlicht)
Pica pica	< 100	800–1600	21000	*C*	SCHWARTZKOPFF (unveröffentlicht)
Corvus brachyrhynchos	< 300	1000–2000	> 8000	*D*	TRAINER (1946)
Falco sparverius	< 300	2000	> 10000	*D*	TRAINER (1946)
Anas platyrhynchos	< 300	2000–3000	> 8000	*D*	TRAINER (1946)
Columba livia	< 300	1000–2000		*D*	TRAINER (1946)
			12000	*D*	WASSILJEW (1933)
	50	1800–2400	11500	*C*	WEVER und BRAY (1936)
Asio otus	< 100	6000	18000	*D*	SCHWARTZKOPFF (unveröffentlicht)
Strix aluco	< 100	3000–6000	21000	*C*	SCHWARTZKOPFF (unveröffentlicht)
Bubo bubo	60	1000	> 8000	*D*	TRAINER (1946)

[1] *D* Dressurmethode, *C* Cochleapotentiale.

da sich bei langsamen Druckänderungen die Trommelfelle wechselseitig beeinflussen (Wada, 1923). Möglicherweise tritt dann, ähnlich wie bei tiefsten Tönen in unserem Ohr, eine andere Sinnesqualität ein.

Die meisten Vögel hören auch in dem an die untere Hörgrenze anschliessenden tiefen Tonbereich schlechter als der Mensch. Ausnahmen machen der Uhu (Trainer, 1946) und vielleicht auch andere Eulen, wie der Waldkauz. Interessanterweise reagieren aber auch Kücken auf die tiefen Glucklaute der Mutter (unter 400 Hz) besonders stark, während diese umgekehrt auf die hohen Angsttriller ihrer Jungen (über 3000 Hz) bevorzugt anspricht (Collias und Joos, 1953). Bei aller Vorsicht, die für Schlüsse aus dem sozialen Verhalten auf das Gehör geboten ist, scheint hier ein echter Empfindlichkeitswandel im Laufe der Individualentwicklung abzulaufen; es sei an die gleichsinnig sich ändernde

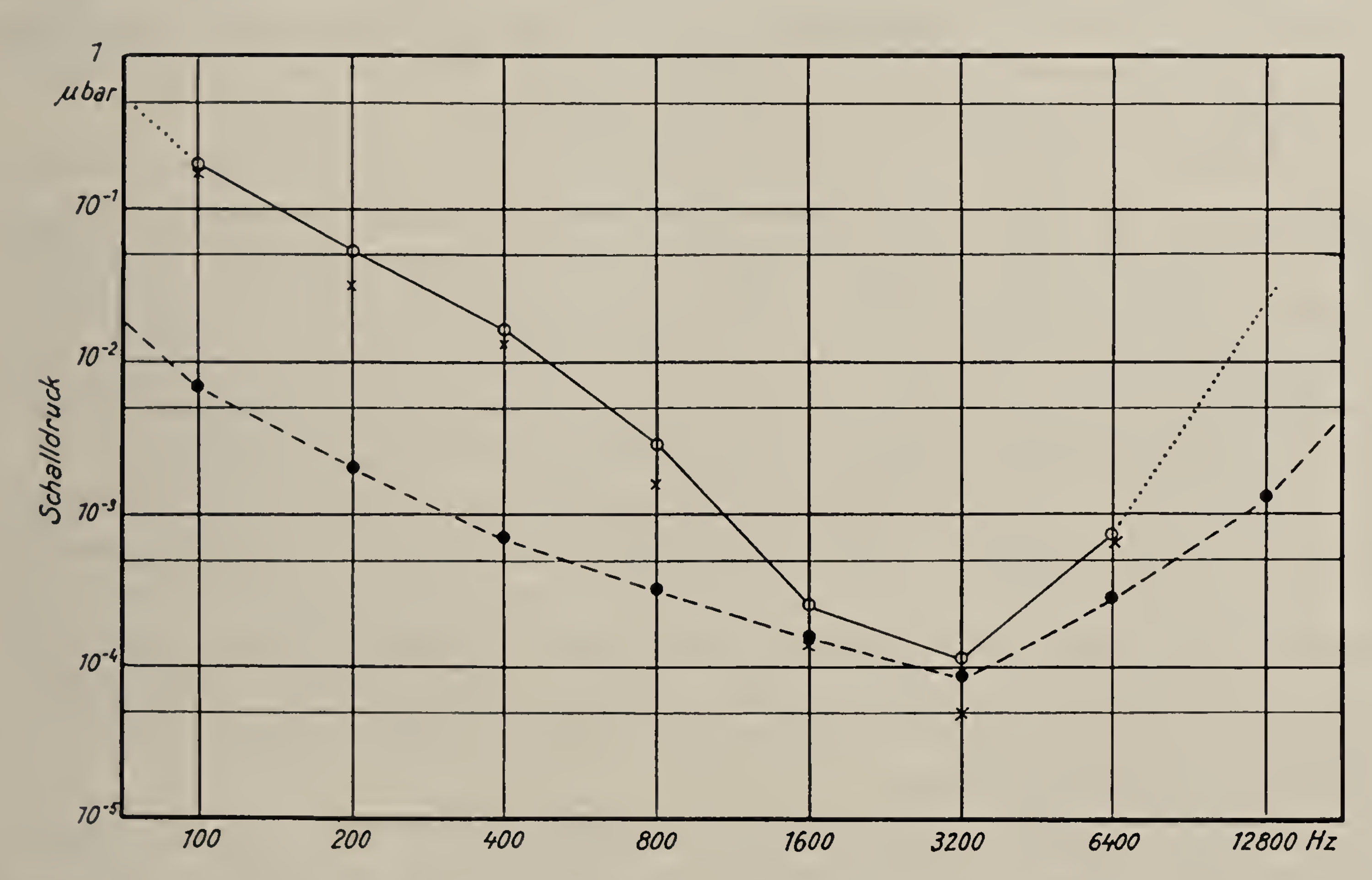


Abbildung 9. Hörschwellen des Dompfaffen (*Pyrrhula pyrrhula*) ——○—— und des Menschen - - -●- - -, Mittelwertskurven; × Bestleistungen einzelner Vögel. Nach Schwartzkopff (1949b).

akustische Anpassung (Tabelle 1) erinnert. Zugleich zeigt das Beispiel, dass man aus den Lautäusserungen nicht ohne weiteres auf das Gehör schliessen darf. – Möglicherweise ist es für die Kücken sehr nützlich, für die Stimmen ihrer Geschwister schwerhörig zu sein.

In den meisten untersuchten Fällen ist aber das Vogelohr für die Tonlage der eigenen Stimme am empfindlichsten. Unter verwandten Arten haben die grösseren Vertreter tiefere Stimme und entsprechende Lage der Gehörsempfindlichkeit. Beispielsweise hören Dompfaff und Buchfink nach Dressur wie nach elektrophysiologischen Versuchen bei 3200 Hz am besten; Krähe und Elster zwischen 1000 und 2000 Hz. Der Unterschied wird durch die Dimensionen der Stimmorgane und des Ohres bewirkt, da ceteris paribus kleine schwingungsfähige Gebilde hohen Frequenzen besser angepasst sind. Bei denjenigen Eulenarten hingegen, deren Ohr eine wichtige Rolle für das Auffinden des Beute-

tieres spielt, ist es *auch* auf dessen Lautäusserungen (Mäusepfiff) eingestellt. Es scheint, dass dies durch die besonders schallweiche Anpassung des Mittelohres erreicht wird, die hohen Tönen günstig ist, ohne die tiefen zu beeinträchtigen,

Die Wahrnehmungsfähigkeit für verschieden hohe Töne wird als *relative* Empfindlichkeit des Ohres der *absoluten* Schwelle für kleinsten Schalldruck gegenübergestellt. Hiervon muss die Erregungsschwelle der Sinneszellen für minimale Energie unterschieden werden; der letzte Wert scheint für die verschiedenen Tiere annähernd konstant zu sein.

Der Gimpel und vermutlich auch die übrigen Singvögel erreichen die absolute Empfindlichkeit des menschlichen Ohres (2×10^{-4} μbar). Diese Höchstleistung ist allerdings auf den engen Bereich der eigenen Stimme begrenzt (SCHWARTZKOPFF, 1949b, Abb. 9). Sie ist insofern erstaunlich, als das menschliche Ohr aus physikalischen Gründen kaum empfindlicher konstruiert werden könnte. Das kleinere Gehörorgan des Gimpels kann nur etwa ein Zehntel der Schallenergie auffangen. Möglicherweise wird hier die Energieausnutzung durch den Verzicht auf periphere Klanganalyse verbessert.

Obwohl über das Gehör der Eulen noch keine methodisch einwandfreien Messungen vorliegen, sind wir sicher, dass sie den Menschen übertreffen. Die schallverstärkenden Mechanismen reden eine deutliche Sprache, die von der feldornithologischen Erfahrung unterstützt wird. Die Tagraubvögel scheinen den Singvögeln nicht viel nachzustehen, Hausenten und Tauben hingegen kommt nach Dressurversuchen von TRAINER (1946) nur ein Zehntel der menschlichen Hörschärfe zu. Dieser letzte Befund unterstreicht wiederum die Bedeutung des Hilfsapparates, der hier nur gering entwickelt ist.

Die obere Grenze des Gehörs liegt für die verschiedenen Arten (Tabelle 2) zwischen 12000 und 30000 Hz; das ist, um eine halbe Oktave verschoben, der Bereich, in welchem die Hörgrenze bei verschieden alten Menschen schwankt. Innerhalb der *Säuger*gruppe sind die Unterschiede sehr viel grösser. – Die relative Einheitlichkeit der oberen Hörgrenze der Vögel und ihre verhältnismässig tiefe Lage hängt mit der niederen Differenzierungsstufe des Innenohres zusammen. Es ist durch seinen kompakten Bau in der Schwingungsfähigkeit begrenzt.

Die Wahrnehmung des sogenannten *Ultraschalles* dürfte für die Vögel biologisch von geringer Bedeutung sein, weil bei den sehr kleinen Wellenlängen die Schwingungen sich nur über kurze Strecken ausbreiten können, ehe sie von der Luft absorbiert werden. Für die rasch beweglichen und weiträumig lebenden Vögel sind solche Sinnesreize wichtiger, die auch aus einem beträchtlichen Abstand eintreffen können.

Tonunterscheidung

Nach unserem eigenen Empfinden ist die vornehmste Aufgabe des Ohres die Tonunterscheidung; für Singvögel und Papageien gilt ihrem Verhalten nach das gleiche. Diese Arten mit ihren vielfältigen Lautäusserungen differenzieren in ihrem Stimmbereich ebenso fein oder besser als der Mensch (0,3–0,7% der Schwingungszahl). Diese Fähigkeit, die durch Dressurversuche von KNECHT (1940) gesichert ist, spielt bei der akustischen Übertragung von Stimmungen, dem Auslösen von Instinkthandlungen usw. neben dem Gesicht eine wichtige Rolle.

Überall dort, wo der Gesang ganz oder teilweise durch Nachahmung zustande kommt,

hat auch die Schall*produktion* ein gutes Tonunterscheidungsvermögen zur Voraussetzung. Während aber der menschliche Sänger nach Verlust seines Gehörs von der Bühne abtreten müsste, bringen Gimpel noch Jahre nach ihrer Ertaubung den arteigenen Gesang. Auch der Lockton verändert nur unwesentlich seine Klangfarbe (SCHWARTZKOPFF, 1949b). Zur laufenden Kontrolle der eigenen Stimme ist das Gehör also entbehrlich.

Von anderen Vogelarten sind nur die Tauben untersucht worden (WASSILJEW, 1933), die mit einer Unterschiedsschwelle von 5–10% der Tonhöhe den Fischen knapp gleichkommen (DIJKGRAAF und VERHEIJEN, 1950; DIJKGRAAF, 1952). Für sie dürfte – bei den Hühnern ist es genauer festgestellt worden (COLLIAS und JOOS, 1953) –, wie für viele andere Arten der *Rhythmus* wichtig sein, in dem die verschiedenen Klangimpulse das Ohr erreichen. – Ob das Eulenohr ausser seiner Empfindlichkeit für sehr leise Töne auch in qualitativer Hinsicht besonderes leistet, ist noch ungeklärt.

Richtungshören

Eine ausgeprägte Eigenschaft können wir den Eulen aber schon heute zuschreiben: die Fähigkeit, besser als irgendein anderer Vogel die Richtung einer Schallquelle zu erkennen. Dies ist für den Lebensunterhalt so wichtig, dass die Gestalt des äusseren Ohres und des ganzen Schädels davon mitbeeinflusst worden ist. Wie der Mensch, so werten auch die Eulen die *Zeitdifferenz* zwischen dem Einfall des Schalles an beiden Ohren für das Richtungshören aus. Waldohreulen erreichen nach noch nicht abgeschlossenen Versuchen mindestens die menschliche Zeitdifferenzschwelle (3×10^{-5} s). Da die Genauigkeit der Richtungsbestimmung vom Abstand beider Ohren abhängt, wird sie durch den «dicken Kopf» der Eulen gefördert.

Ein nicht grundsätzlich anderes Mittel der Schallortung, das aber beim Menschen nur eine geringe Rolle spielt, ist die Auswertung von *Lautstärkeunterschieden* an beiden Ohren. Hier nützt den Eulen die Betätigung der Ohrklappen. Sind diese zum Beispiel beim Waldkauz weit geöffnet, so steigt zwar seine allgemeine Gehörsempfindlichkeit, ausgewiesen durch die Höhe der Cochleapotentiale. Werden aber die Klappen bis auf einen schmalen Spalt geschlossen, so wird Schall, der *nicht* in der Richtung des Spaltes einfällt, weniger gut vernommen; die Richtwirkung des Ohres verbessert sich. Wo bei den Eulen die Grenzen der akustischen Lokalisationsfähigkeit liegen und wie im einzelnen die Mechanismen verlaufen, ist noch nicht bekannt. Auch ist es noch immer nicht gelungen, die zuerst von STRESEMANN (1934) geäusserte Hypothese über die Bedeutung der Gehörgangsasymmetrie nachzuprüfen.

Bei Singvögeln sind die physikalischen und physiologischen Verhältnisse des Richtungshörens vollkommen übersehbar: wegen des kleinen Ohrabstandes spielt die Zeitdifferenz keine Rolle. Der Schall wird an beiden Ohren verschieden laut empfunden, sowie der Schnabel nicht in die Schallrichtung weist (Abb. 10). Der Unterschied wird ausgewertet (Intensitätsdifferenzschwelle 14%) und ist gross genug, um die mässige Trennschärfe von 20–25° zu ermöglichen (GRANIT, 1941; SCHWARTZKOPFF, 1952). Zu einer wirksameren Orientierung im Raum steht den Tagvögeln das Auge zur Verfügung.

Es scheint berechtigt, die an Singvögeln gewonnenen Ergebnisse auf die übrigen Arten – mit Ausnahme der Eulen – zu verallgemeinern, mit der Einschränkung, dass bei Fehlen einer «Ohrmuschel»,

wie zum Beispiel bei den Wasservögeln, die Richtcharakteristik des Ohres rein seitlich ihr Maximum hat. Für die von FREYE (1953) geäusserte Meinung, dass «alle Tagvögel zum Schutz vor ihren Feinden nach hinten hören», ist mir kein Beleg bekannt.

Wie das Richtungshören ist auch die Aufgabe des Ohres als *Entdeckungsmittel von Feinden* eher von zentralnervösen denn von sinnesphysiologischen Gegebenheiten abhängig. Allerdings tritt der Schutz vor Feinden im Vogelleben nicht besonders hervor; nur selten lassen sich Vögel durch ein mässig lautes artfremdes Geräusch, wie etwa das Klicken eines Photoapparates, ernstlich beunruhigen. Dort allerdings, wo sie als jagdbare Tiere regelmässig verfolgt werden, haben sie gelernt, die von ihren Jägern hervorgebrachten Geräusche zu beachten.

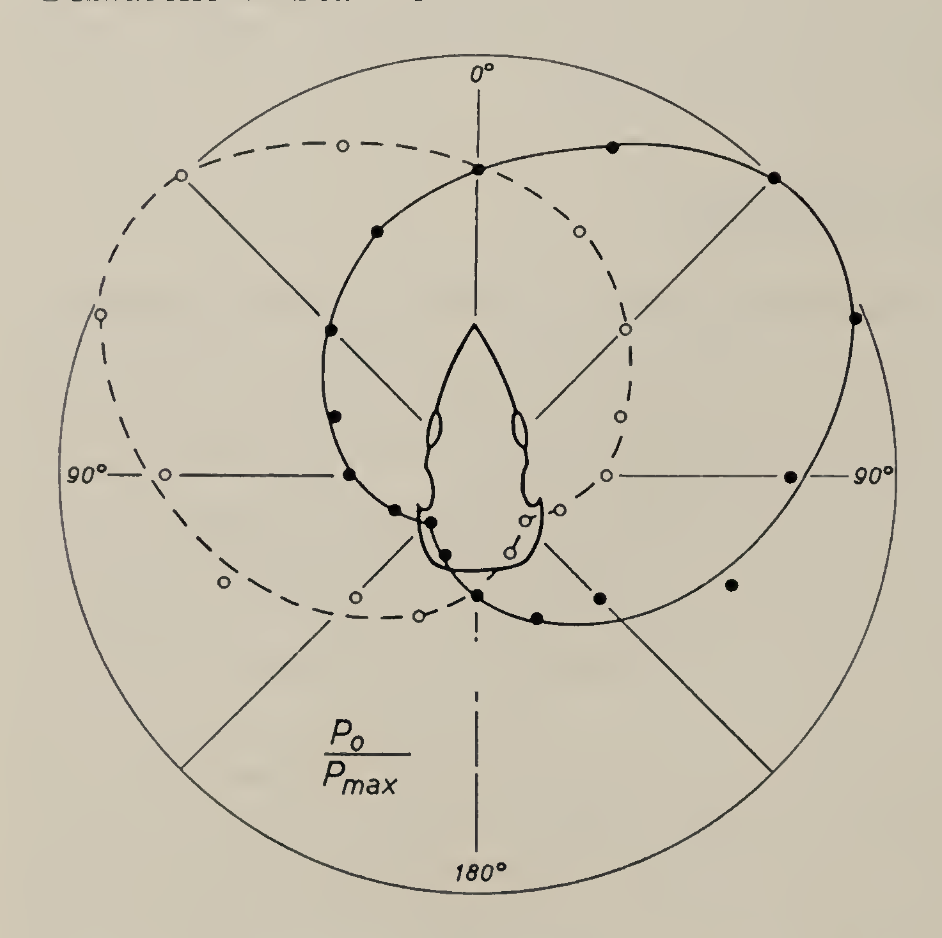


Abbildung 10. Akustische Intensitätsdifferenz für beide Ohren des Dompfaffen (*Pyrrhula pyrrhula*). Richtungsdiagramme aufgenommen bei 3200 Hz als Cochleapotentiale, aus denen der durch Eichung bekannte Schalldruck ermittelt wurde. ——●—— rechtes, – – –○– – – linkes Ohr.

Etwas anderes ist die als Stimmungsübertragung schon erwähnte Alarmierung durch das Warngeschrei eines anderen Vogels. Für die Auslösung von sozialen Instinkthandlungen ist das Gehör sehr wichtig, und akustische Atrappen als Scheuchmittel bekommen nach den erfolgreichen Versuchen von FRINGS und JUMBER (1954) beachtliche biologische Bedeutung, allerdings zum Nachteil der Vögel und zum Vorteil des Menschen.

In seiner Gesamtbedeutung steht das Gehör der meisten Vögel als Mittel zur Wahrnehmung von Luftschall zwar etwas hinter dem der Säuger zurück; dennoch wird es als höchst empfindlicher Sinn in seinem Einfluss auf den Lebensablauf nur vom Gesicht übertroffen. Demgegenüber zählt der diffus in vielen Teilen des Körpers lokalisierte Vibrationssinn zu den niederen Sinnen.

Vibrationssinn

Die Rezeptoren des Vibrationssinnes stehen bei den Vögeln aber auf einer besonders hohen Differenzierungsstufe. Beim Menschen nehmen Knäuel von freien Nervenendigungen an den Haarbälgen den Körperschall auf; die Vögel besitzen eine grosse Zahl

von komplizierten vielzelligen Gebilden, die Herbstschen Körperchen (Abb. 11). Diese sind aus umgewandelten markhaltigen Nerven und deren Hüllen hervorgegangen; sie finden sich teils einzeln, zum Beispiel an den Federbälgen, teils in grosser Zahl zu organartigen Bildungen vereinigt im Unterschenkel und Unterarm. Mechanischer Druck deformiert und erregt sie. An den Extremitäten übertragen die die Zehen bzw. die Handschwingen anspannenden Muskeln Störungen von den Spitzen der Extremitäten auf die Körperchen (Schildmacher, 1931).

Vor seiner genaueren Untersuchung hatte der Vibrationssinn der Vögel verschiedentlich Rätsel aufgegeben. So sind Berichte über die «Vorahnung» von Erdbeben oder vom

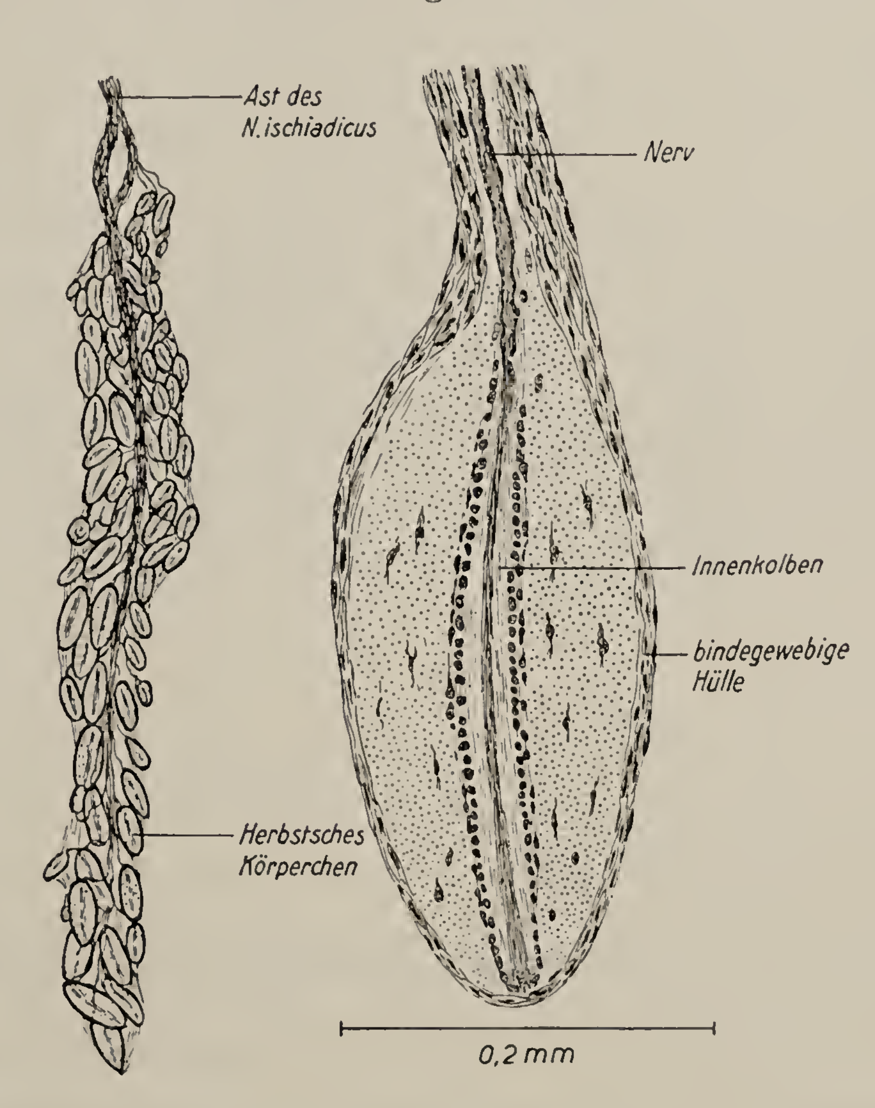


Abbildung 11. Herbstsches Körperchen, links «Strang» vom Unterschenkel, rechts Einzelkörper. Nach Key und Retzius (1876).

drohenden Zusammensturz eines Gebäudes durch aufgeregte Vögel bekannt geworden, und vor etwa sechzig Jahren hat der bekannte Physiologe Ewald (1892) seine Fachkollegen dadurch in Aufregung versetzt, dass er Tauben die beiderseitigen Labyrinthe total entfernte, ohne ihr angebliches Hörvermögen zu beeinträchtigen. – Es ist aber möglich, Vögel unter Ausschluss von Gehörsempfindung auf Erschütterungen der Sitzstange zu dressieren und damit den Vibrationssinn getrennt zu untersuchen (Abb. 12). Es zeigt sich, dass der Gimpel im Tonbereich der menschlichen Sprache für Vibrationen wesentlich empfindlicher ist als der Mensch. Bei 800 Hz reagiert der Vogel noch auf Schwingungsamplituden von weniger als 10^{-5} cm. Wir würden erst die 80fache Schwingungsweite bzw. die 6400fache Schallenergie mit den Fingerspitzen wahrnehmen! Immerhin erreicht auch der Vibrationssinn der Vögel bei weitem nicht die Empfindlichkeit des Ohres, wenn man den «Schwellenschalldruck» als Bewegungsamplitude der Luftteilchen ausdrückt. Ein Vergleich im energetischen Mass ist nicht mit Sicherheit möglich.

Bedeutung des Vibrationssinnes

Da je nach der Lage im Körper die Empfänger des Vibrationssinnes von andersartigen Schallquellen erregt werden, wechselt auch dessen biologische Aufgabe. Ausserdem kann man ihn nicht scharf gegenüber einem einfachen Tastsinn abgrenzen; zum Beispiel sprechen die einzelnen Tastkörperchen an den Federbälgen auf Störungen des Federkleides an und lösen Putzreflexe aus. Die Erregung der Gruppen von Herbstschen Körperchen

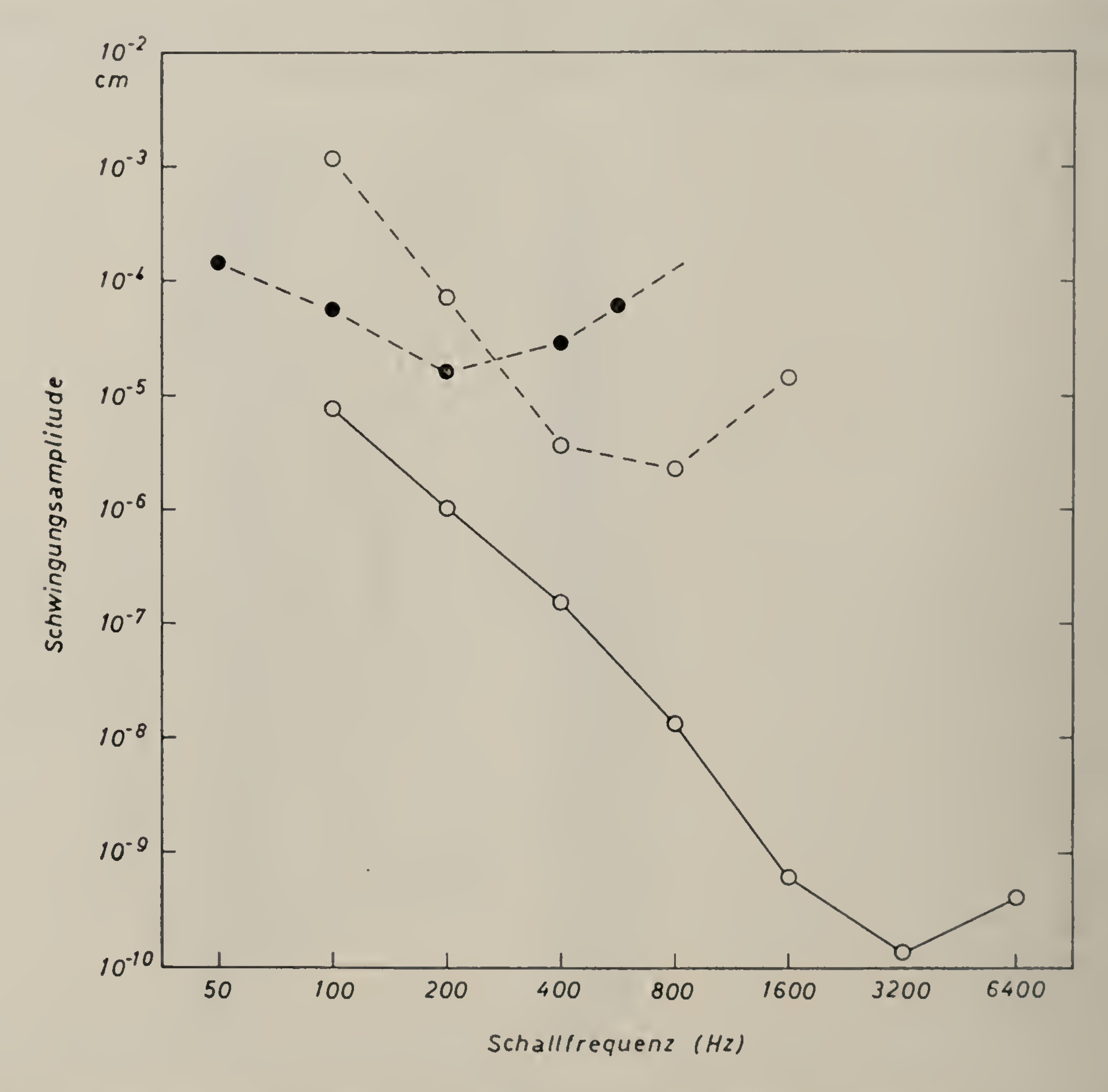


Abbildung 12. Schwellen des Vibrationssinnes von Dompfaff (*Pyrrhula pyrrhula*) ---○--- und Mensch ---●--- sowie Gehörsschwellen des Dompfaffen ——○—— als Amplituden der schwingenden Teile (Körperschall bzw. Luftschall), Mittelwerte nach Dressurversuchen. Nach SCHWARTZKOPFF (1949b) verändert.

im Unterschenkel wirkt ausgesprochen alarmierend. Durch geringfügige Erschütterung der Sitzstange werden schlafende Vögel – auch gehörlose – geweckt, was mit Luftschall erst bei beträchtlicher Lautstärke möglich ist (SCHWARTZKOPFF, 1949b). In der Freiheit schützt der empfindliche Vibrationssinn den Vogel vor dem nächtlich anschleichenden Haarräuber. Auch Bodenbrüter werden durch den Vibrationssinn gewarnt. So berichtet RITTINGHAUS (1943/44) als Vogelwart von der Nordseeinsel Mellum, dass sich während des Krieges die Möwenkolonie regelmässig einige Sekunden vor dem Hörbarwerden ferner Detonationen in die Luft erhob. Der in Wasser etwa fünfmal so schnell als in Luft fortgeleitete Schall hatte den Vibrationssinn erregt. – Das bevorstehende Ausschlüpfen

der Jungen aus dem Ei wurde einer gehörlosen Gimpelmutter ebenfalls durch den Vibrationssinn angezeigt. Aus der feldornithologischen Erfahrung liessen sich hierzu Beispiele in Fülle erbringen, bei denen allerdings die Abgrenzung zum Gehör schwierig ist.

Den Ansammlungen von Herbstschen Körperchen im Unterarm der Vögel wird – bis jetzt nur hypothetisch – eine wesentliche Rolle bei der Orientierung im Luftstrom zugeschrieben. Die beim Vorbeistreichen der Luft an den Handschwingen auftretenden Vibrationen sollen wahrgenommen werden und dem Vogel Aufschlüsse über die Relativbewegung vermitteln. Da derartige Schwingungen auch für das Ohr vernehmbar sind, arbeiten beide Sinne hier höchstwahrscheinlich zusammen. Tatsächlich hat sich in Dressurversuchen gezeigt, dass Vibrationssinn und Gehör dem Vogel als ähnliche Empfindungen erscheinen. Die auf den einen Sinn erteilte Dressur wird besonders leicht auf den anderen übertragen (Schwartzkopff, 1949a). Auch naive Menschen machen keinen Unterschied zwischen diesen Sinnen.

Es wäre nun ausserordentlich reizvoll, zu untersuchen, in welcher Weise die einzelnen mechanischen Sinnesorgane dem Vogel die Messinstrumente ersetzen, mit denen die Armaturenbretter der menschlichen Flugapparate ausgerüstet sind. Ausser Gehör und Vibrationssinn ist mit einer Beteiligung des Mittelohrapparates als Luftdruckmesser zu rechnen, von den statischen und Bewegungs-Sinnesorganen des Labyrinthes ganz abgesehen. Hier liegt zweifellos noch eine arge Lücke in unseren Kenntnissen sowohl von der Rolle des Ohres im Leben des Vogels wie von der Steuerung des Vogelfluges als sinnesphysiologischem Problem.

LITERATUR

Amerlinck, A. (1923): *Contribution à l'étude de la membrane de Reissner et de l'épithelium de revêtement du canal cochléaire des oiseaux.* Arch. Biol. *33:* 301–328.

– (1930): *Nouvelles recherches sur l'histogenèse et la structure du labyrinthe membraneux de l'oreille des oiseaux.* Arch. Biol. *40:* 19–56.

Békésy, G. v. (1942): *Über die Schwingungen der Schneckentrennwand beim Präparat und Ohrenmodell.* Akust. Z. *7:* 173–186.

Breuer, J. (1907): *Über das Gehörorgan der Vögel.* Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. *116*, Abt. 3: 249–292.

Burlet, H. M. de (1934): *Die innere Ohrsphäre*, in *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere* von Bolck, Göppert usw. Bd. *II/2*, Berlin und Wien: 1293–1380.

Collias, N., und Joos, M. (1953): *Spectrographic Analysis of Sound Signals of the Domestic Fowl.* Behaviour *5:* 175–187.

Denker, A. (1907): *Das Gehörorgan und die Sprechwerkzeuge der Papageien.* Wiesbaden.

Dijkgraaf, S. (1952): *Über die Schallwahrnehmung bei Meeresfischen.* Z. vgl. Physiol. *34:* 104–122.

Dijkgraaf, S., und Verheijen, F. J. (1950): *Neue Versuche über das Tonunterscheidungsvermögen der Elritze.* Z. vgl. Physiol. *32:* 248–256.

Ewald, J. R. (1892): *Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus Octavus.* Wiesbaden.

Freye, H. A. (1952/53): *Das Gehörorgan der Vögel.* Wiss. Z. Martin-Luther-Univers. Halle-Wittenberg *2*, math.-naturwiss. Reihe Nr. 3: 268–297.

– (1953): *Die Asymmetrie des Ohres der Waldohreule.* Beitr. Vogelkunde, Leipzig, *3:* 231–234.

Freye-Zumpfe, H. (1952/53): *Befunde im Mittelohr der Vögel.* Wiss. Z. Martin-Luther-Univers. Halle-Wittenberg *2*, math.-naturwiss. Reihe Nr. 4: 445–461.

Frings, H., und Jumber, J. (1954): *Preliminary Studies on the Use of a Specific Sound to Repel Starlings*

(*Sturnus vulgaris*) *from Objectionable Roosts.* Science *119:* 318–319.

GRANIT, O. (1941): *Beiträge zur Kenntnis des Gehörsinns der Vögel.* Ornis Fennica *18:* 49–71.

HASSE, C. (1867): *Die Schnecke der Vögel.* Z. wiss. Zool. *17:* 56–104.

HELD, H. (1926): *Die Cochlea der Säuger und Vögel, ihre Entwicklung und ihr Bau,* in *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie* von BETHE, v. BERGMANN usw. Bd. *XI/1,* Berlin: 467–534.

KEY, A., und RETZINS, G. (1876): *Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes,* 2. Hälfte. Stockholm.

KIMURA, T. (1931): *Morphologische Untersuchungen über das membranöse Gehörorgan der Vögel.* Fol. anat. japon. *9:* 91–142.

KNECHT, S. (1940): *Über den Gehörsinn und die Musikalität der Vögel.* Z. vgl. Physiol. *27:* 169–232.

KRAUSE, G. (1901): *Die Columella der Vögel, ihr Bau und dessen Einfluss auf die Feinhörigkeit.* Berlin.

POHLMAN, A. G. (1921): *The Position and Functional Interpretation of the Elastic Ligaments in the Middle Ear Region of Gallus.* J. Morphol. *12:* 250–281.

PUMPHREY, R. J. (1950): *Hearing.* Symp. Soc. Exp. Biol. (Cambridge) *4:* 3–18.

RANKE, O. F. (1953): *Physiologie des Gehörs,* in *Lehrbuch der Physiologie* von TRENDELENBURG und SCHÜTZ, Band: *Gehör – Stimme – Sprache.* Berlin, Göttingen, Heidelberg: 1–162.

RITTINGHAUS, H. (1943/44): Jber. Hilfsbeobachtungsstelle Mellum der Vogelwarte Helgoland.

SATOH, N. (1917): *Der histologische Bau der Vogelschnecke und ihre Schädigung durch akustische Reize und durch Detonationen.* Basel.

SCHILDMACHER, H. (1931): *Untersuchungen über die Funktion der Herbstschen Körperchen.* J. Orn. *79:* 374–415.

SCHWARTZKOPFF, J. (1949a): *Über den Zusammenhang von Gehör und Vibrationssinn bei Vögeln.* Experientia *5:* 159–161.

– (1949b): *Über Sitz und Leistung von Gehör und Vibrationssinn bei Vögeln.* Z. vgl. Physiol. *31:* 527–608.

– (1950): *Beitrag zum Problem des Richtungshörens bei Vögeln.* Z. vgl. Physiol. *32:* 319–327.

– (1952): *Untersuchungen über die Arbeitsweise des Mittelohres und das Richtungshören der Singvögel unter Verwendung von Cochlea-Potentialen.* Z. vgl. Physiol. *34:* 46–68.

STRESEMANN, E. (1934): *Aves,* in *Handbuch der Zoologie* von KÜKENTHAL und KRUMBACH. Bd. *VII/2,* Berlin und Leipzig.

TIEDEMANN, F. (1810): *Anatomie und Naturgeschichte der Vögel,* Teil 1. Landshut.

TRAINER, J. E. (1946): *The Auditory Acuity of Certain Birds.* Cornell University Abstracts of Theses: 246–251.

WADA, Y. (1923): *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Gehörorgane.* Pflügers Arch. ges. Physiol. *202:* 46–69.

WASSILJEW, M. PH. (1933): *Über das Tonunterscheidungsvermögen der Vögel für hohe Töne.* Z. vgl. Physiol. *19:* 424–438.

WEVER, E. G. (1949): *Theory of Hearing.* New York.

WEVER, E. G., und BRAY, C. W. (1936): *Hearing in the Pigeon as Studied by the Electrical Responses of the Inner Ear.* J. comp. Psychol. *22:* 353–363.

The Analysis of Bird Song with Special Reference to the Song of the Chaffinch *(Fringilla coelebs)*

W. H. Thorpe

Department of Zoology, Cambridge

The Chaffinch and also the Linnet (*Carduelis cannabina*), Yellow Bunting (*Emberiza citrinella*) (Poulsen, 1951, 1954) and probably many other species, are of particular interest to the student of song production in that while the basic pattern of the song is innate, all the finer detail and much of the pitch and rhythm have to be acquired by learning. The Chaffinch is a peculiarly suitable species for investigation and is being studied intensively (Thorpe, 1954[1]).

Until recently it was scarcely possible to make much progress with the problem of song learning. Bird songs, like most other animal sounds, are difficult to describe in words and even the most musical find it difficult to remember minute details of song without the aid of a suitable notation, so the dangers of subjective interpretation are always serious. But even if a satisfactory system of notation had been elaborated, there would still have remained the primary difficulty of perceiving accurately, by the naked ear, elaborate sound patterns of high frequency, high speed and rapid modulation. All this was changed, however, by the development on the one hand of methods of high-fidelity "electrical recording" on disk and of magnetic recording on tape, and on the other hand by the invention of the sound spectrograph, now known commercially as the "Sonograph". This latter instrument automatically provides a graphic analysis of complex sound signals that vary with time.

In operation, the sound which it is required to analyse is first recorded magnetically on the edge of a twelve-inch metal disk. The disk is then revolved repeatedly at 3·3 times the recording speed, and at each repetition the signal is scanned by either a 45-cycle or a 300-cycle band-pass filter which is shifted slightly in frequency at each repetition. The output of the analysing filter is then recorded on dry facsimile paper on a drum which revolves synchronously with the magnetic disk. The recording stylus shifts gradually along the frequency-scale in step with the scanning oscillator, thus recording the frequency components at any given instant, while amplitude fluctuations will be represented by fluctuations of intensity at the output of the filter and so will show up on the paper as lighter or darker areas – the darker regions being those of higher energy-level.

From this graphic representation, frequency, amplitude and duration can be deter-

[1] This paper contains a somewhat fuller account of the chief series of experiments with the Chaffinch described in the present lecture. I am indebted to the Editors of "*Nature*" for permission to reprint the illustrations and much of the paper here.

mined with sufficient accuracy, and moreover the sound spectrogram can with practice be recognised and interpreted as a "picture" of the sounds. It thus supplies a form of notation as well as a method of precise measurement. So it is that an entirely new field in behaviour study has been opened up, for whereas vocalisations were formerly the most difficult of all releasers to investigate precisely, they have now become far more readily amenable to analysis than are many patterns of visual or olfactory stimulation.

The normal Chaffinch song, which is both a territorial proclamation and a stimulus to the female, consists of three phrases (Figure 1). Phrase 1 consists of from four to fourteen notes,

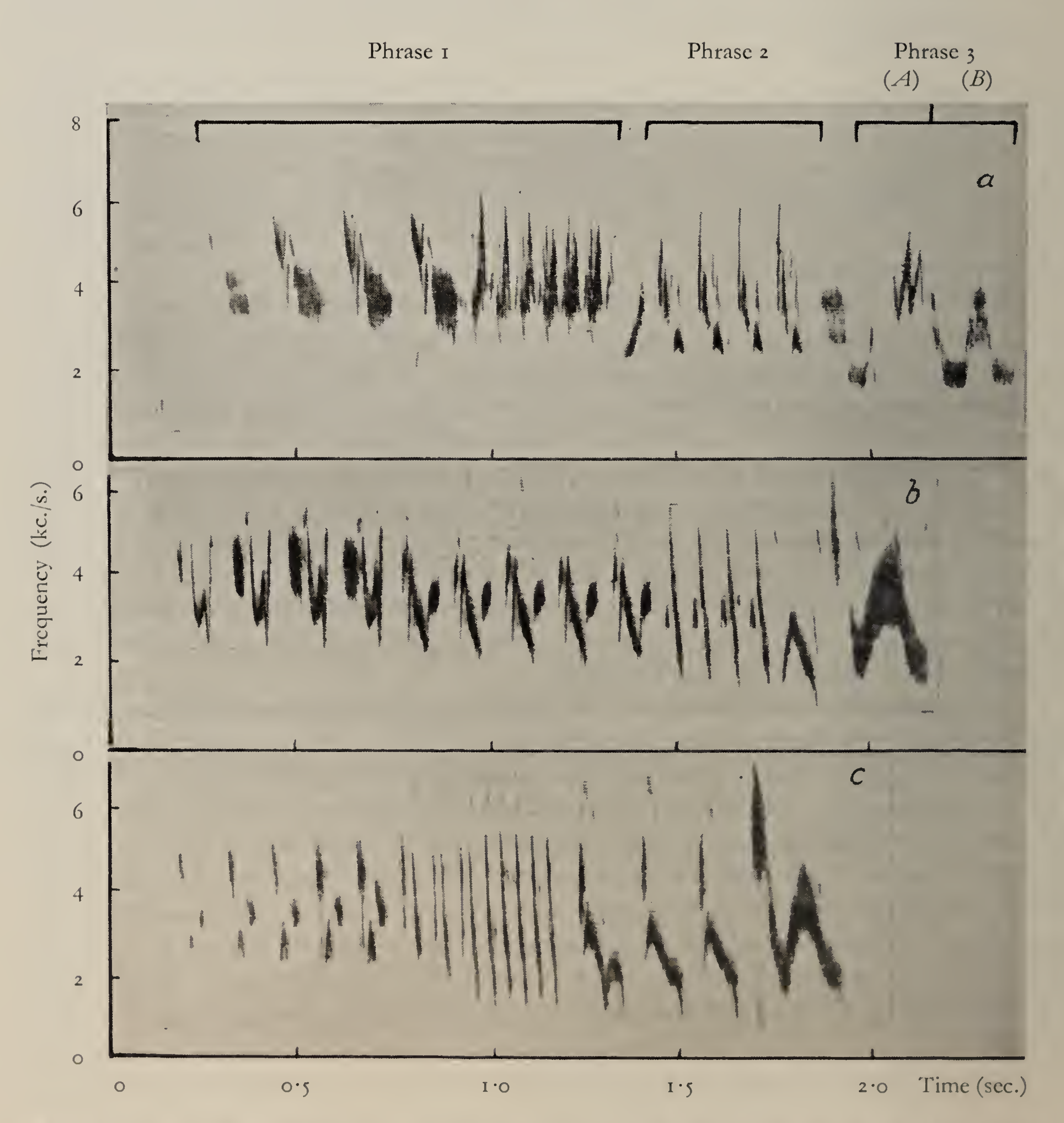


Figure 1. – Sound spectrograms of songs of control Chaffinches in aviaries showing the three phrases. (*a*) *RWB*^{2}/*W*, April 20, 1953. – (*b*) *BW*/*W*, May 13, 1953. – (*c*) *BkW*/*BkP*, March 25, 1953. Band-pass filter, 300 c./s.

usually somewhat *crescendo* and normally with a gradual or step-wise decrease of mean frequency. This is followed by phrase 2 which is usually, but not always, distinct and is made up of a series of two to eight notes. These notes are of fairly constant frequency, lower than that of phrase 1. The song concludes with a phrase 3 consisting of from one to five notes (phrase 3 A), together with a more or less complex terminal flourish (phrase 3 B).

The first series of experiments consisted in taking birds which had been reared normally by their own parents and isolating them from their first September onwards in order to study the development of their songs in the ensuing spring. It was soon found that it is not necessary for such birds to see other singing Chaffinches in order to acquire normal songs. Even if such birds are caged with song birds of other species and so subject to an overwhelming "barrage" of alien song, they can still attend only to the normal song of their species which they hear from the outside; and experimental birds failed to show any sign of acquiring the alien songs to which they were exposed as part of their true song – although they may occasionally incorporate notes and phrases from such songs in their sub-songs (THORPE, 1955). In this lack of general imitation the Chaffinch is in marked contrast with the Bullfinch (*Pyrrhula pyrrhula*) and the Greenfinch (*Chloris chloris*) which, as is well known, will learn complete songs from an alien species. In these experiments, seven Chaffinches were exposed to Canary song in the bird room, three to Greenfinch song and two to Goldfinch song in aviaries, without any abnormality resulting.

If such birds isolated as juveniles are kept out of hearing of *all* bird song from September until the following May but are allowed to hear vocalisations of other Chaffinches treated in the same way, a clear difference is noticeable. Phrases 1 and 2 of the songs are practically normal, although they show much variation; but there is a slight tendency for the endings to be abnormal and to approximate to a community pattern. Twenty-seven birds were treated in this way and were isolated in six distinct groups. Figure 2 shows the sound spectrograms of two genetically unrelated birds which have developed songs closely similar in ending as a result of being thus confined together. They are fairly representative of the general run of the experiments.

If we now repeat such an experiment using instead birds which have been hand-reared and have thus been isolated from contact with experienced birds since the first few days of nestling life, we get a very different result. Phrases 1 and 2 are now often inseparable, and phrase 3 A is always lacking. Phrase 3 B is often lacking also, or at most is represented by a single "squeak" of fairly steady pitch though often of considerable frequency-range. Each isolated community of such birds builds up, during the period February to April inclusive, an entirely individual but extremely uniform community pattern, the resemblances throughout the song being so close that it is often very difficult to distinguish the songs of the different members of the group one from another even when subjected to a detailed analysis by the sound spectrograph. Figures 3, 4 and 5 show the sound spectrograms of such groups of birds. The first pair (Figure 3) were kept together in isolation during 1951–52 and had no contact with any other birds at all. The second pair (Figures 4*a* and *b*) were similarly isolated 1952–53 while Figure 5 shows the pattern produced by members of a group of five kept together in isolation during 1952–53.

Inspection of the figures will show that the detailed resemblances are extraordinarily exact and concern all parts of the song, and the second of these song-types is quite unlike anything that has yet been recorded from the wild.

It appears, than, that the difference between the hand-reared birds and those which had a normal fledgling and early juvenile life, but which were isolated from September onwards, is explicable only on the assumption that some characteristics of the normal song have been learnt in the earliest youth before the bird itself is able to produce any kind of full song. It seems that these birds have by their first September learnt that the song

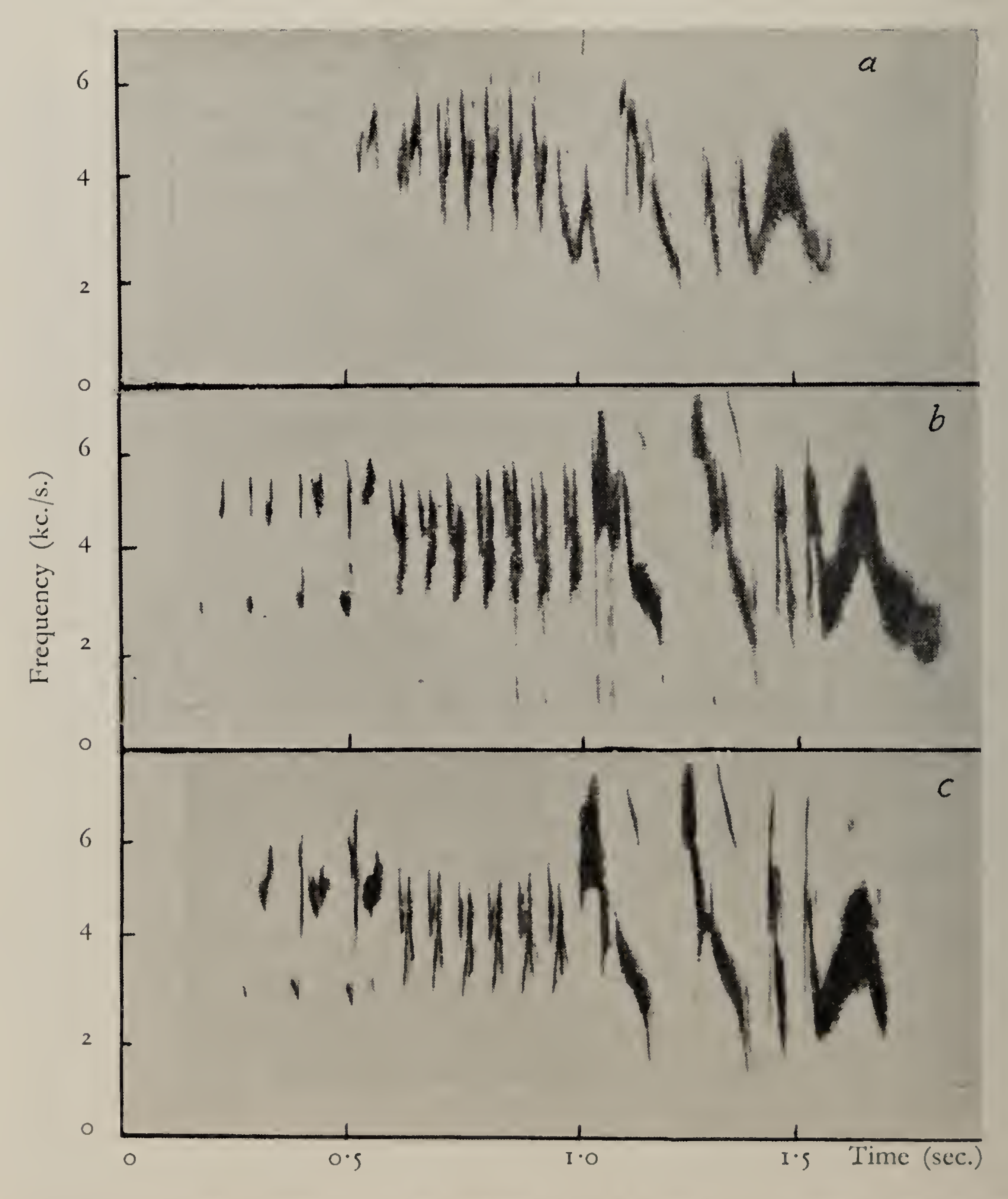
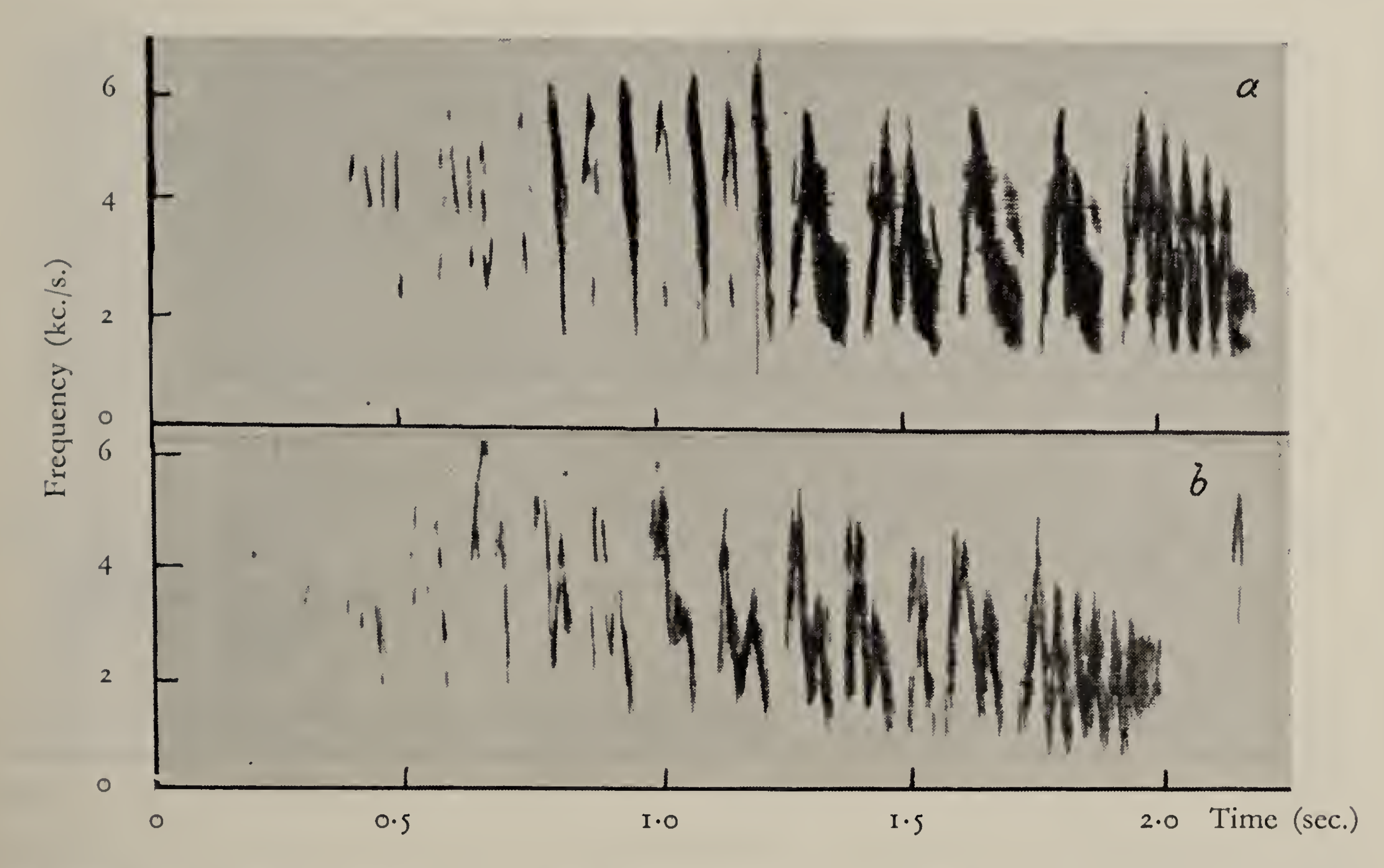


Figure 2. – (*a*) and (*b*) Songs of two 1951 Chaffinches (*BY/RWB* and *O/GY*) reared by their own parents but isolated as juveniles of five months and allowed only to hear the members of their own group of five birds identically treated during their critical song-learning period in 1952. Note very close resemblance of latter parts of song. – (*c*) Song of *O/GY* in 1953, to show fixity of song in second year even though given opportunity to hear many varieties of chaffinch song in second season. These three songs can be regarded as 'normal'. Scales as in Fig. 1.

should be in three phrases and that the terminal phrase should contain a more or less elaborate flourish. The details of this terminal phrase with its flourish are apparently not learnt then but are worked out by competitive singing with other members of the group in the following spring.

The experiments with the hand-reared birds suggest that there is an inborn basis to the song but that it is extremely generalised. Innately these birds seem able to produce a song of about the normal length (2·3 s) and showing a tendency to *crescendo* accompanied by a fairly steady fall in mean frequency. There is no clear indication of any inborn division

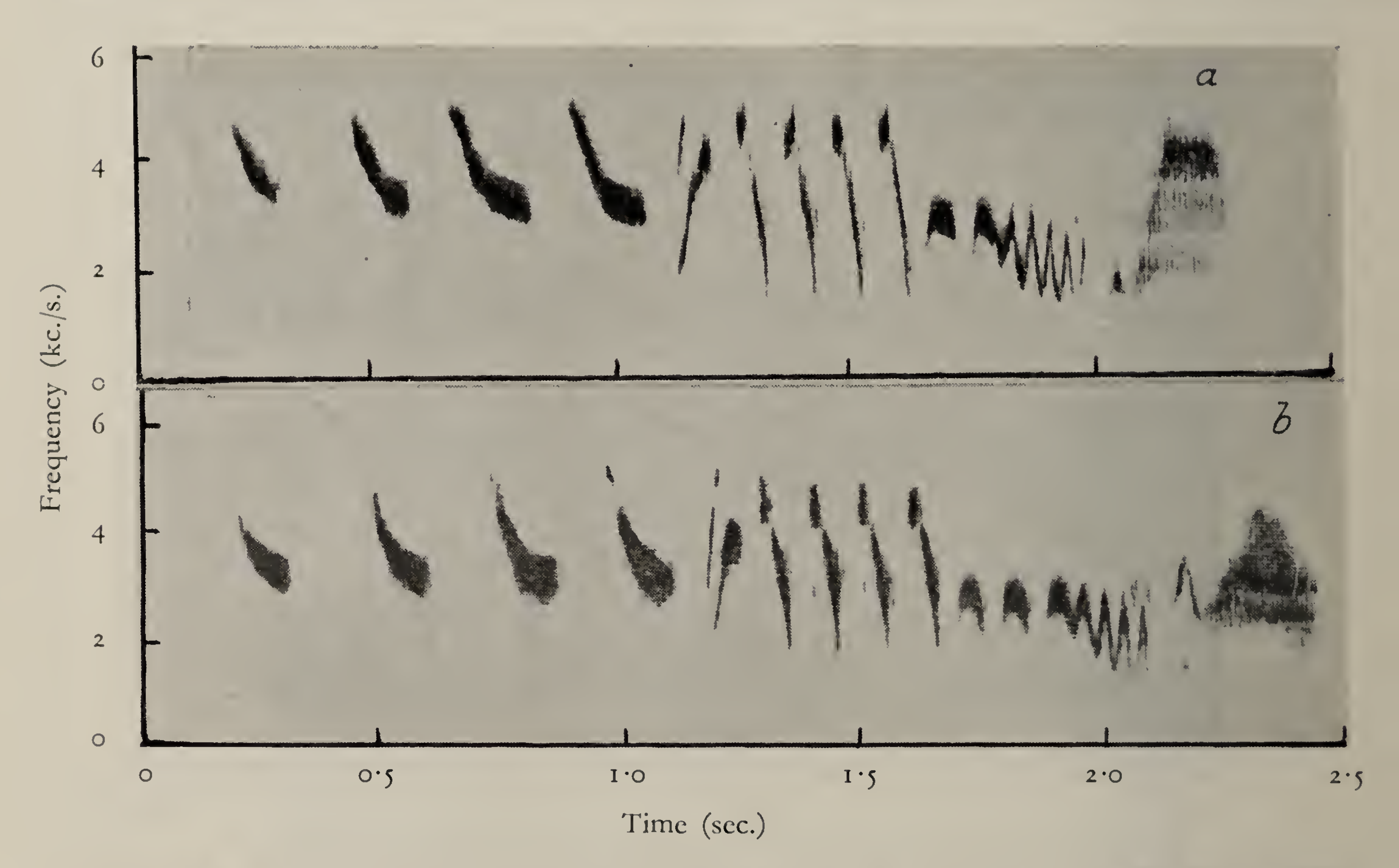


Figures 3 (*a*) and (*b*). – Songs of two unrelated 1951 hand-reared Chaffinches (*BY/PW* and *RWB/Y*) isolated from about the fourth day of life and during the critical learning period of their first season allowed only to hear each other's songs. (Recorded April 1952.) Note: Songs abnormal, relatively simple and closely similar. Phrase 3 lacking. Scales as in Fig. 1.

of the first part of the song into phrases 1 and 2, but there is a clear tendency in some birds to conclude the song with a single simple note of a higher pitch than the rest. They seem quite unable, by themselves, to produce anything more complex in the way of an ending although (as figure 4 shows) they can learn, by a process of mutual stimulation and imitation, to produce precisely controlled and highly elaborate song patterns in what corresponds to phrase 2 of the normal song. (While the present evidence points to the conclusion that these features of the songs produced by hand-reared birds are inborn, we must remember that it has not yet been possible to rear such birds in isolation in the sound proof room right from the egg. Until this has been done, which we hope will be in the near future, the possibility cannot be ruled out that some details of the song are learnt by the nestling in the first few days after hatching, or even during the

last hours in the egg. That Chaffinches which have been hand-reared can be taught full and elaborate end-phrases when kept during the following spring with older birds selected for their fine songs was known to the German bird fanciers well over a century ago.)

Study of sound-spectrograms makes it clear that it is the pattern of the song that is learnt, and not its absolute pitch. One occasionally finds a bird practising a song ending *sotto voce* at a markedly different pitch from that in which it is rendered as part of the full song, and there are other examples of slight change in pitch with changes in intensity of motivation.



Figures 4 (*a*) and (*b*). – Songs of two unrelated hand-reared Chaffinches of 1952 (*RWB/W* and *GY/Y*) treated as those shown in Fig. 3. (Recorded June 1953.) Note: Phrases 1 and 2 elaborate but highly abnormal. Phrase 3 extremely simple. The two songs are identical in almost every respect.
Scales as in Fig. 1.

Once a song has been acquired and has been sung at full intensity for a period of a few days, it becomes fixed and subsequent changes are extremely slight. The individual songs of more than fifteen different birds have now been recorded and analysed in two or more subsequent years and in nearly every case the differences between the first and second year are so minute as to be practically imperceptible to the naked ear although they will show up on the spectrograph records. Figures 2*b* and *c* show the songs of the same bird in 1952 and 1953. As Figure 2*c* shows, a bird in its second year may retain characteristic features in its song which involve a frequency change of a few hundred cycles or less and of only 10–20 ms duration. Such slight changes that do incur involve small differences of emphasis and occasionally the alteration of a phrase or perhaps the

omission of the repeat of a phrase which was doubled in the former year. The sound spectrograph has, however, unexpectedly provided evidence that there is a slight but almost uniform tendency for the song to be shorter, by about 0·1–0·3 s, in the second year than in the first, and that there is also a slight tendency to increase the frequency-range in all phrases of the song. There is as yet no clue why this should be so.

It is possible to delay the period of learning the song by keeping the birds together in aviaries under such conditions that they will not sing for the time being, although they see and hear normal birds singing. If such birds are transferred in the summer (that is, July)

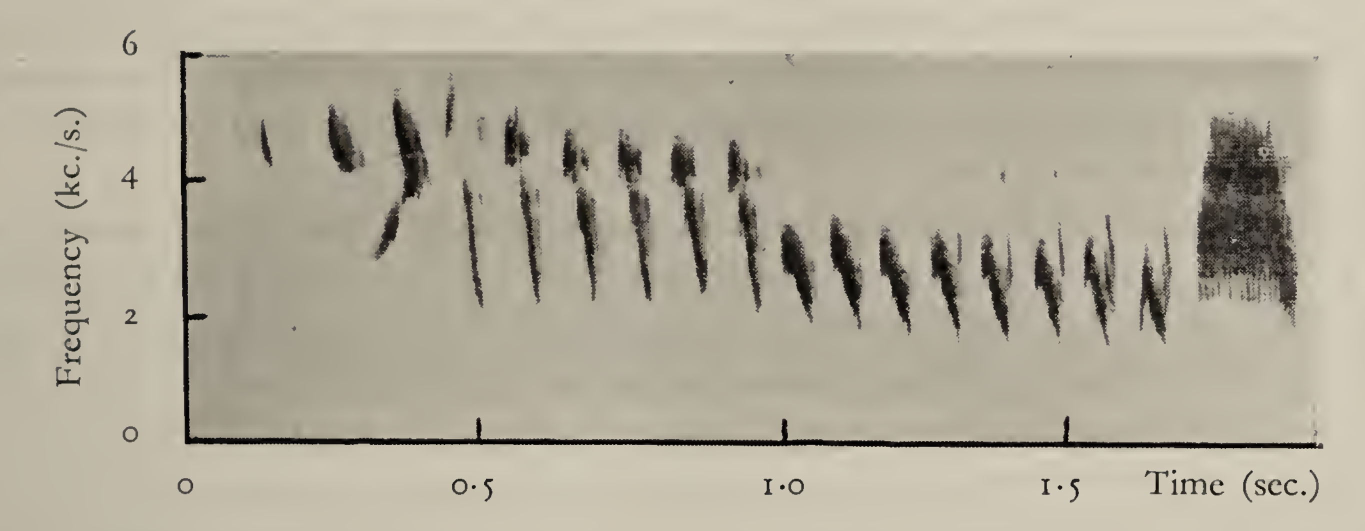


Figure 5. – Song typical of those produced by all members of a group of five 1952 hand-reared Chaffinches treated exactly as those shown in Figs. 3 and 4. (*GW*³, recorded June 1953.) Note: Abnormal song with extremely simple phrase 3*b* (3*a* lacking). Scales as in Fig. 1.

to a chamber where they are artificially subject first to a gradually decreasing day-length for about eight weeks and then, in early October, to an increasing day-length, their gonad growth will again be stimulated and they will be brought into full song in the autumn (October–November). During this period they show evidence of acquiring the song ending by learning in the same way that they would have done had they been allowed to sing in the spring. Birds can also be brought into song at any season of the year by injection with the hormone testosterone propionate. Songs induced by the light method or by hormone injection seem not to differ in any way from the normal.

The sub-song has already been alluded to. While it is undoubtedly to some extent a product of the lower degree of motivation, in that it occurs during periods of low but rising sex hormone production in the early spring of the second and later years as well as the first, yet it is much more in evidence in the first, and seems to play some part in the process of learning the full song. When studied by the sound spectrograph it appears to have a much greater frequency-range than the true song and one at least of the processes by which the sub-song is transformed into the true song consists of the gradual dropping out of the extreme frequencies which have no place in the latter (see Thorpe, 1955). The whole matter of sub-song and its differing types and functions in different species is one which requires much more investigation and cannot be dealt with here. Such sub-songs are seldom noticed in the wild because of their low intensity, and also because the bird often sings in very close cover instead of from a conspicuous

song post as when producing the true song. Nevertheless, though inconspicuous, the sub-song is, in the Chaffinch, a significant feature in the process of song acquisition.

These sub-songs give us, I think, a clue to some further aspects of the problem of vocal imitation in birds. It seems that imitation is not so much a true matching of vocal quality – I doubt whether any birds, except possibly the Parrots, can learn a new tonal quality. But most imitative birds seem to have a big variety of noises already occurring in their sub-song or true song and so they have merely to select from among these. Thus much song learning and vocal imitation is a learning to leave out what is not required and to fit these notes to the correct rhythm and fundamental frequency. And in this we see some similarity to human learning of language. It is said that a human baby will make every conceivable noise and so will in due course produce the sounds fundamental to every language, but he retains and practises only those which he hears produced by his elders and soon forgets the rest.

But there remains the great problem of the biological function of the more extreme forms of vocal imitation. To be able to conform to a local pattern of song may well help a young Chaffinch in the struggle to establish itself, but what can the mimicry of a Starling (*Sturnus vulgaris*) or Mocking Bird (*Mimus polyglottos*) avail its possessor? And when we come to consider the parrots we are still more at a loss, for parrots in the wild seem to make little or no use of their vocal powers beyond uttering the stereotyped cries and calls which help to co-ordinate the flock behaviour, yet surely we must assume that a considerable proportion of brain substance must be in some way ear-marked for voice control and so not available for other purposes.

We must agree with CRAIG (1943) that true vocal imitation must be regarded as a late development from inherited song patterns and is characteristic of the most highly evolved amongst the true song birds. And as CRAIG suggests (*loc. cit.*, p. 120–122) and as other students of bird song have argued, the evidence for deliberate aesthetic improvement of song (as witness the repeated "practice" of song phrases by particularly "gifted" individuals) is by no means negligible and KOEHLER (1951) has discussed bird song as illustrative of the probable first steps in both music and speech. This matter has also been considered by LORENZ in correspondence with CRAIG (see CRAIG, 1943, pp. 161–162) in connection with the evolution of tonal purity in bird voices. LORENZ had made the excellent point that the purity of colour of some visual social releasers (as in the duck's speculum) could be of selective value since they have to be seen against a complex inanimate or non-animal background containing every shade of colour. Song, they argue, encounters virtually no non-biological competition since there are practically no sounds of inanimate origin which are of such frequency or form as to compete. Here I think there is a flaw in the argument – for surely, once bird vocalisations have acquired a specific signal function a vigorous inter-specific competition for the available frequency range will be initiated. Thus purity of tone will at once become a potentially advantageous feature since, in common with the tendency to elaborate the *pattern* of the sounds, it will provide an additional dimension for distinctiveness and will lead, like the international agreements on the allotment of radio frequencies, to an economical and peacable utilisation of the available spectrum.

But it is hard nevertheless to imagine any selective reason for the extreme purity of

some bird notes since the releaser function appears in many cases to have been transcended – suggesting to both these authors that in the finer details of some songs we see the beginnings of true artistic creation. Perhaps tonal purity "inventiveness" and imitative ability are all further examples of pre-adaptation for apparently remote and unlikely contingencies, specialisation going in advance of immediate adaptive requirements and as such are on a par with the astonishing number sense which can be developed in many species by careful training. Such a counting ability seems to offer even less practical utility for a wild bird than the features we have been considering; all are as yet somewhat mysterious.

REFERENCES

CRAIG, W. (1943): *The Song of the Wood Pewee: A Study in Bird Music.* Bull. New York State Mus. *334:* 1–186.

KOEHLER, O. (1951): *Der Vogelgesang als Vorstufe von Musik und Sprache.* J. Orn. *93:* 3–20.

POULSEN, H. (1951): *Inheritance and Learning in the Song of the Chaffinch* (*Fringilla coelebs* L.). Behaviour *3:* 216–228.

– (1954): *On the Song of the Linnet* (*Carduelis cannabina* [L.]). Dansk Orn. Foren. Tidsskr. *48:* 32–37.

THORPE, W. H. (1954): *The Process of Song-Learning in the Chaffinch as Studied by Means of the Sound Spectrograph.* Nature *173:* 465–469.

– (1955): *Comments on 'The Bird Fancyer's Delight': Together with Notes on Imitation in the Sub-Song of the Chaffinch.* Ibis *97:* 247–251, pls. 3–5.

Entwicklung und Regression angeborenen Verhaltens bei der Dorngrasmücke *(Sylvia c. communis)*

Franz Sauer

Zoologisches Institut der Universität Freiburg im Breisgau, Deutschland

Um zu klären, was von den Stimmlauten der Dorngrasmücke *angeboren* ist, hielten wir Junge bereits *vom Ei an* einzeln in schalldichten Kammern; so waren Prägung und sonstiges Lernen von akustischen Aussenreizen vollständig ausgeschlossen.

Es gelang die Aufzucht von zwei Männchen, die wir 17 h bzw. 2 h *vor* dem Schlüpfen, und eines Weibchens, das wir dreieinhalb Stunden danach als sogenannte «akustische Kaspar Hausers» schalldicht einzelisolierten. Zum Vergleich hielten wir später isolierte Nestlinge und Wildfänge beiderlei Geschlechts. Seit 1950 beobachten wir ferner Wildlinge, hauptsächlich in drei Gebieten, mit jährlich etwa dreissig Brutpaaren, um das Verhalten der unter unnatürlichen Bedingungen aufwachsenden Kammertiere mit dem natürlichen Artverhalten zu vergleichen und richtig anzusprechen.

Die einzelnen Triebe gehören nicht ausschliesslich nur einem Lebensabschnitt an, der Entwicklung, der Reife oder dem Alter, sondern sie überschneiden sich zeitlich und gehen ohne scharfe Grenze von der einen zur anderen Phase über.

Die Tiere, die ihr ganzes Leben in schalldichten Räumen verbrachten, entwickelten sich genau artgemäss; sie erhielten reichliche tierische Kost, wie sie auch draussen beide Eltern an ihre Jungen verfüttern. Bei jedem der Kaspar Hausers traten in der gleichen Reihenfolge nacheinander dieselben 25 verschiedenen Rufe und die zugehörigen triebspezifischen Verhaltensweisen auf. Ebenso gilt es von den drei Gesängen: dem «Weinen» des Verlassenseins eines ruhegestimmten Jungen, dem Balz- und dem Artgesang. Alle diese artgemässen *Rufe und Gesänge sind angeboren.* Der mögliche Einwand, dass das voll isolierte Tier ja sich selbst hören kann und somit von sich selber lernen könne, ist für den Artgesang der Dorngrasmücke bedeutungslos. Er entwickelt sich nicht nur bei allen einzelisolierten Tieren übereinstimmend und gleichzeitig wie bei Wildlingen, sondern er kann selbst latent zur Vollständigkeit ausreifen, so dass isolierte Männchen, die verspätet zu singen beginnen, bereits in vollem Umfange über die ihrem jeweiligen Alter entsprechende Entwicklungshöhe des Gesanges verfügen, ohne jemals «geübt» zu haben (Beispiel S. 222).

Wie sich die einzelnen Triebe mit ihren spezifischen Lauten in den gesamten Lebensablauf eingliedern, einander ablösen, sich wiederholen und wie sie miteinander korreliert sind, ist im folgenden für einige stimmliche Merkmale aufzuzeigen.

I. Entwicklung und Reife

Während der Entwicklungsphase vom Schlüpfen bis zur geschlechtlichen Reife entstehen das gesamte mir bekannte angeborene Verhalten und die *Stimmlaute* (Abb. 1); näheres vgl. Sauer (1954).

Während der ersten 5, seltener 6 Tage ist der Nestling stumm; beim Sperren reckt er den Kopf zitternd senkrecht nach oben. Am 6., vereinzelt erst am 7. Tage reift innerhalb weniger Stunden der «*tzieb*»-*Sperrlaut* vom ersten hauchleisen Andeuten eines einzelnen «tzieb» zu einer Folge hellklingender Laute. Das forthin lebhafte Geschrei hört man bis zum 11. Tage beim Sperren, das vom 7. Tage an, nachdem die Augen schon ein bis zwei Tage offen sind, optisch auslösbar und vom 8. an auch optisch gesteuert ist.

Vom 11. Tage an verdrängt das neu aufkommende «*idat*»-*Sperrgeschrei* langsam die «tzieb»-Laute, die vom 15., seltener 17. an nicht mehr zu hören sind. In der Übergangszeit treten beide Laute nebeneinander auf.

Die Nestlingszeit dauert gewöhnlich 12 bis 13 Tage. Erschreckte Junge können schon am 9. aus dem Neste fliehen; andererseits waren hungernde Junge erst am 17. Tage flügge. Im Normalfall beginnt also das «idat»-Rufen kurz vor Verlassen des Nestes, womit es eine weitere Funktion erhält: Wenn Junge den optischen Zusammenhalt mit der Familie verloren haben, rufen sie ohne zu sperren «idat» und sichern somit ein Wiederfinden. Der gleiche Laut gehört nunmehr gleichzeitig zu zwei verschiedenen Funktionskreisen.

Das Sperr- und Lokalisationsgeschrei aus «idat» bzw. «id» und «dat» verstummt, wenn sich die 5 bis 6 Wochen alten Jungen einzeln von der Familie absondern. Später treten die Sperrlaute nur noch funktionslos in anderen Zusammenhängen, zum Beispiel im Gesang, auf.

Vom 5. Tage an duckt sich der *erschreckte* Jungvogel blitzschnell tief in die Nestmulde, hält in starker Erregung die Flügel dachartig über sich und bleibt in dieser Haltung starr und stumm eine Weile sitzen. Im späten Nestlingsalter gerät diese Schreckreaktion in Widerstreit mit der Flucht aus dem Nest. Das Junge kommt in den ersten *Triebkonflikt* und ruckt auf und ab; vor dem 10. Tage bleibt es dabei stumm, danach ruft es «*dschid*»-*Laute*. Diese ruft die Dorngrasmücke in *allen* ihren Triebkonflikten, zum Beispiel zwischen Sperren und Flucht, zwischen Schreck und Balz usw. Solche lautbegleitete Konflikte sind jederzeit auslösbar.

Das «*dschräid*» bei *Schmerz* und in *extremer Schreckerregung* kann man zum Beispiel durch Ergreifen des Nestlings bereits vom 8. Tage an auslösen.

Die *Fluchtlaute* können vom 11. Tage an, gewöhnlich erregungsschwächere «*tscheck*» vor den -stärkeren «*teck*» auftreten. Später locken damit die Eltern bei Gefahr ihre Jungen zur Flucht. Die Flucht- wie auch die Schmerzrufe sind stets auslösbar, unabhängig von speziellen, im Jahresrhythmus nur zu bestimmten Zeiten aktivierten Grundstimmungen.

Die *Schrecklaute* des «dscharp»- und des «wäd»-Types vertreten einander während des Jahres; jene gehören den Zeiten sexueller Ruhe, diese der Fortpflanzungsphase an. Die Begleitbewegungen, starres Aufrichten, Kopffedersträuben und Auf- und Abrucken sind für beide Lauttypen gleich.

Die Lautformen des «*dscharp*»-*Types* reifen mit diesen Bewegungen während der 3. und 4. Woche zu immer grösserer Erregungsstärke. So erschrickt das unlängst flügge gewordene Junge bei Gefahren, in denen die Eltern heftig erregt Schreck- und Fluchtrufe ausstossen, kaum und kommt gewöhnlich nur unter «dschid»-Geschrei in Triebkonflikt zwischen Sperren und Schreck oder Flucht. Im Verlaufe von zwei Wochen steigert sich allmählich das Schreckgebaren. Das der maximalen Erregungsstufe zugeordnete Auf- und Abrucken, das bereits in der Nestlingsschreckreaktion entstand, ist als Intention zur Flucht aufzufassen. Auch in der schalldichten Kammer, wo es kaum Anlass zum Erschrecken gibt, reift die Handlung folgerichtig in der 3. und 4. Woche und kommt unter dem Druck der angestauten Erregung selbst im Leerlauf zum Ausbruch.

So oft gegen Ende der Jugendteilmauser bis zum Herbstzug an einzelnen Tagen der Sexualtrieb gering erwacht, treten an die Stelle der schreckspezifischen «dscharp»-Laute solche des «wäd»-Types, beim isolierten Tier wiederum auch ohne Aussenreize, allein durch die endogen gereifte Bereitschaft.

Von Ende Januar an sind Männchen und Weibchen immer häufiger wieder geschlechtlich erregt, womit beim Erschrecken jedesmal Laute des «*wäd*»-*Types* auftreten. Sie verdrängen die «dscharp»-Rufe schliesslich völlig, wenn von Ende April an ein Brutrevier besetzt ist, Männchen und Weibchen sich paaren und mit der Brut beginnen.

Wenn bei den flüggen Jungen die «dscharp»-Laute reifen und die ganze Familie ihren Aktionsradius auf der Futtersuche über die Grenzen des ursprünglichen Territoriums hinaus erweitert, wechselt das Schreckgeschrei der Eltern wieder vom «wäd»- zum «dscharp»-Typ. Kommen die Alten vor einer weiteren Brut wieder in Balzstimmung, so treten erneut die «wäd»-Laute auf.

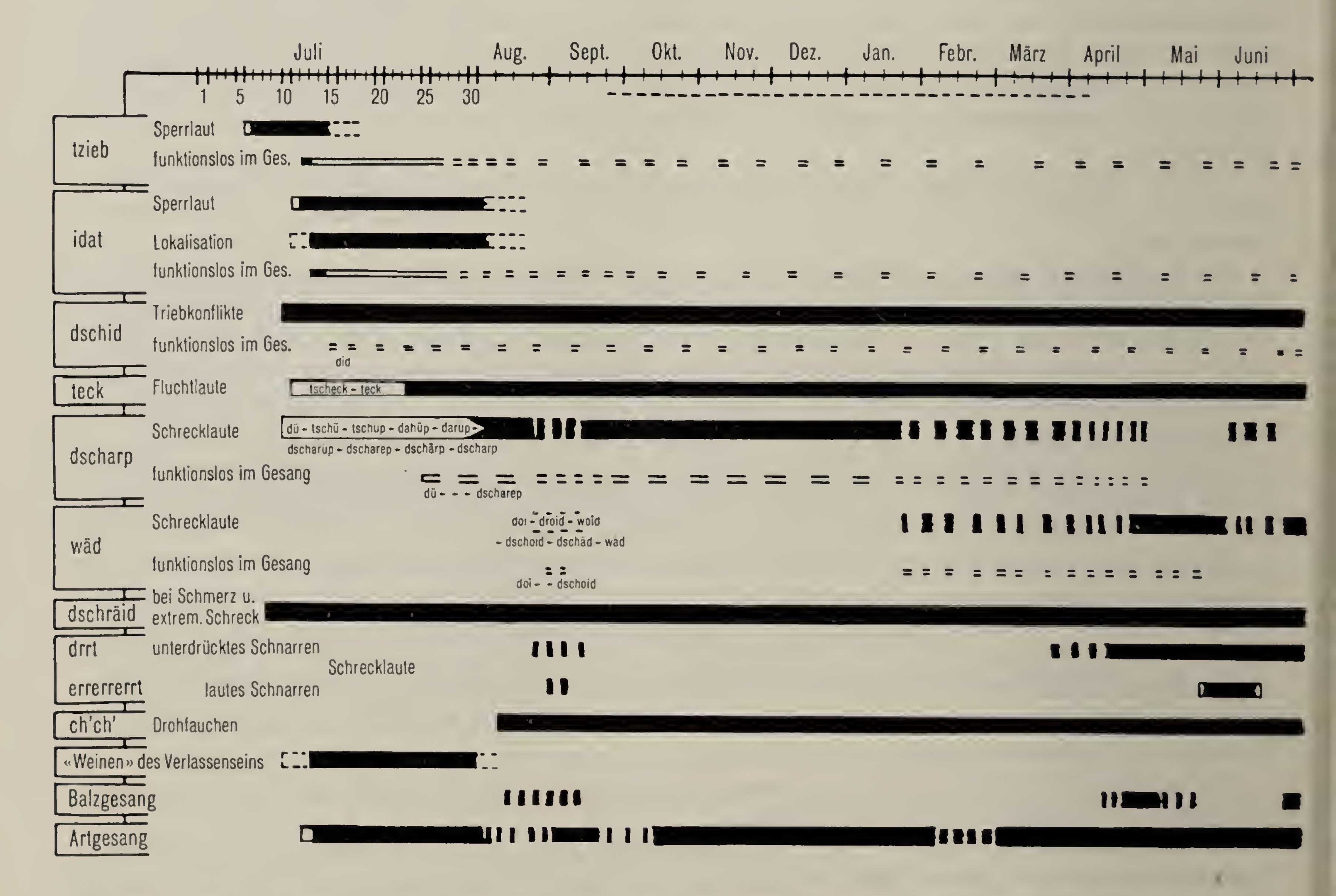


Abbildung 1. Verzeichnis der Rufe und Gesänge, ihr erstes Einsetzen und ihre Aktivierungsperioden im Jahresverlauf; Schlüpftag 1. Juli. (Der Verlauf vom letzten September- bis ersten Aprilviertel ist nur durch Beobachtungen an gekäfigten, unter verschiedenen Umweltbedingungen lebenden Tieren begründet).

Wie die Jungen im Herbst pränuptial sexuelle Regungen zeigen, so tun dies die erwachsenen Weibchen und Männchen extranuptial zu derselben Zeit.

Die *Schnarrlaute* kennzeichnen *spezifische Schreckstimmung.* Sie treten erstmals während der pränuptialen geschlechtlichen Phasen auf, wenn sich auf *kürzeste Distanz überraschend* ein Feind zeigt. Das *unterdrückte Schnarren* ist für die gesamte Sexualphase kennzeichnend, das *laute* Schnarren für die Triebstufe des Junge-Ausführens. Es ist bereits ein bis zwei Tage vor dem Flüggewerden der Jungen auslösbar und endet, wenn die Jungen ebensolange schon ihre Eltern verlassen haben.

Die Rachenlaute «*ch'ch*» sind (wie auch das Schnabelknappen) *Drohlaute*, die erstmals auftreten, wenn die 5 bis 6 Wochen alten Jungen unverträglich werden und die Geschwistersozietät aufgeben. Die Laute sind stets auslösbar, doch hört man sie, wenn die Vögel um Territorien rivalisieren, viel häufiger als in der Ruhephase. Jungvögel zeigen bereits mit dem Selbständigwerden territoriales Verhalten; sie behaup-

ten erstens ein Schlafrevier, und zweitens verteidigen sie in pränuptialer Sexualregung im Spiel kleine Reviere gegen gleich alte Artgenossen.

Ein einzelnes flügges Junges, das zur Ruhe gestimmt ist, äussert das «*Weinen*» *des Verlassenseins*, eine Folge zweier verschieden hoher «djiet»-Laute, und *rückt* unter zuckendem Flügelschlagen seitwärts mit einem oder mehreren Geschwistern *zusammen*. Das «Weinen» ist die einzige aller angeborenen Lautformen, welche die vom Ei an einzelisolierten Tiere nicht von selbst brachten. Es konnte aber durch wiederholt gebotene Ersatzreize, die das Geräusch eines sein Federkleid ordnenden Vogels nachahmten, auch verspätet noch zur vollen Reaktionsnorm geweckt werden.

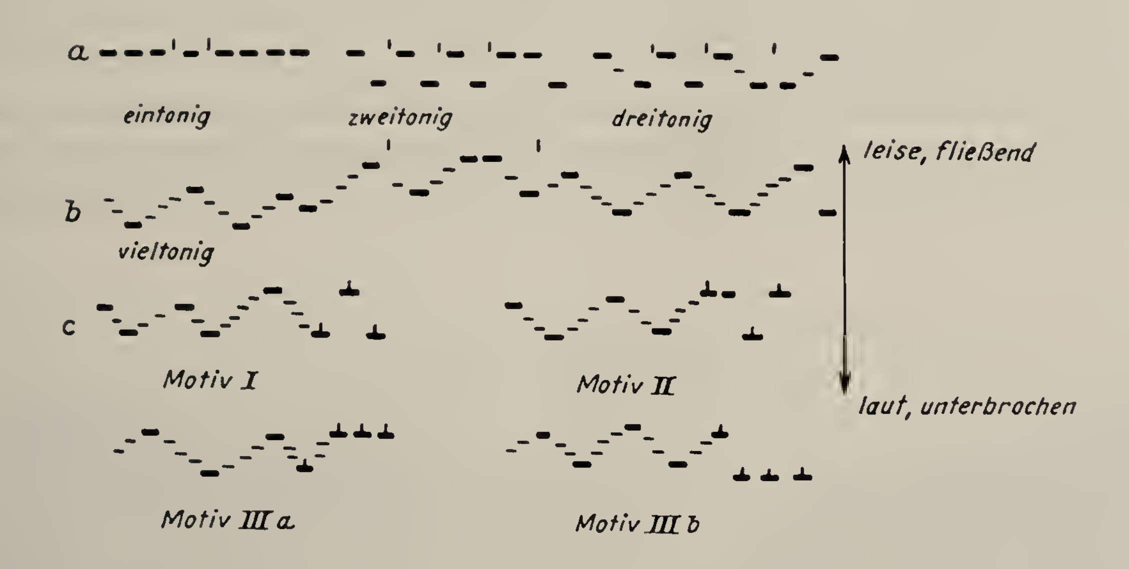


Abbildung 2. Schema der Entwicklung (*a–b*) und Reduktion (*b–c*) des Artgesanges zu den drei Motivtypen. ▬ Hauptton, ⊥ besonders betont, — Nebenton, ǀ Phrasierung (aus Sauer, 1954)

Sobald sich die Geschwister trennen und sie ihre ersten schwachen sexuellen Regungen zeigen, wird durch einen Funktionswechsel das «Weinen» zum *Balzspielgesang*, den das männliche Junge mit raschem Zittern der mehr oder weniger weit gespreizten Flügel begleitet. Dabei sträubt es die Oberkopf- und die weissen Kehlfedern und dreht sich in Halbkreisen vor dem Partner oder einem Ersatzobjekt hin und her. Das Weibchen äussert denselben Gesang und duckt sich unter leichtem Vibrieren der herabhängenden Flügel. Die jungen Männchen und Weibchen können sich ambivalent verhalten; der kräftigere von beiden Partnern balzt männlich, der schwächere weiblich.

Nach der Winterruhe geht dieses Spiel allmählich in die volle Balz über; dabei wird der Balzgesang etwas lauter und monotoner.

Der *Artgesang* beginnt sich bereits im späten Nestlingsstadium zu entwickeln. Zunächst besteht er am 12. Lebenstage allein aus den funktionslos, sehr leise gesungenen «tzieb»-Sperrlauten (Abb. 1). Am 13. Tage kommen die «idat»-Laute hinzu, denen sich zuerst in ab-, dann in aufsteigender Tonfolge ein leiser Zwischenton zugesellt (Abb. 2*a*). Mit dieser einfachen auf- und absteigenden Folge von Haupt- und Nebentönen ist am 15. oder 16. Tage die Grundform und Rhythmik des Artgesanges ausgebildet. Es kommen noch weitere Zwischentöne hinzu, die Tonhöhen werden variiert, und bereits im Alter von vier Wochen ist die vollständige und an Tönen wie Variationen reichste Vortragsform des Artgesanges entwickelt (Abb. 2*b*). In die reine Gesangsform können sich in spezifischen Triebzuständen die dann völlig funktionslosen, mitunter spielerisch variierten Rufe des «tzieb»-, «idat»-, «dschid»-, «dscharp»- bzw. «wäd»-Types einmischen. In solchen simultanen Triebkontrasten herrscht die Singstimmung vor und modifiziert nach ihren Gestaltungsmöglichkeiten die Laute, die dem sehr schwachen sich überlagernden Trieb angehören, zum Beispiel dem Futter- oder Schrecktrieb.

Ebenso wie stärkere Störungen, zum Beispiel durch Futter-, Schreck- oder Fluchtreize, diesen Jugendgesang etwas lauter werden, nach bestimmten Gesetzmässigkeiten in motivische Bruchstücke zerbrechen und schliesslich enden lassen, so hemmt auch die aufkommende Geschlechtsstimmung den flüssigen Gesangsvortrag und beschränkt ihn auf einzelne, mehr oder weniger stereotype, laut gesungene Motive (Abb. 2*c*), die nun spezifische sexualsoziologische Funktionen übernehmen. Der Reviergesang

des brünstigen Männchens gliedert sich in den halblauten Vorgesang, der allein durch die innere geschlechtliche Erregung bedingt ist, und in den lauten Motivgesang, den das Männchen unter dem Einfluss triebspezifischer Aussenreize von den frei gelegenen Singwarten seines Revieres oder im Balzfluge singt.

Nach dem Brutzyklus erweitert sich der Artgesang wieder zum variationsreichen, flüssigen Herbstgesang, der in seinem angeborenen Umfange dem Jugendgesang gleich ist.

Der Artgesang kann während des ersten Lebensmonates, wenn ein Männchen aus irgendwelchen Gründen, zum Beispiel durch die Nachwirkungen eines starken Schreckerlebnisses, verspätet mit Singen beginnt, auch *latent* zur normalen Vollständigkeit ausreifen. Das Männchen Weiss blieb zum Beispiel bis zum 37. Lebenstage stumm; am 38. Tage sang es, ohne je vorher «geübt» zu haben, den vollständig entwickelten Jugendgesang.

Das einzige sehr früh isolierte Weibchen beendete seine Gesangsentwicklung am 13. Tage mit dem ersten Jugendgesang aus den Sperrlauten, und danach sang es nie mehr. Bei keinem Weibchen haben wir je einen weiterentwickelten Gesang vernommen; der Artgesang ist eine spezifische Ausdrucksform der Männchen.

II. Regression

Das Verhalten der Dorngrasmücke ist im Jahresverlauf nach ihrem Alter und ihren Trieben rhythmisch so arttypisch geordnet, dass ein verhaltensgestörter Vogel sehr auffällt. Oft reagiert er im Vergleich zu seinen gleichgeschlechtigen Altersgenossen nicht nur triebschwach, sondern triebverkehrt.

So ist es möglich, dass ein adultes Tier unter bestimmten Umständen in kindliches Verhalten zurückfällt. Es folgt daraus, dass die Erbkoordinationen der Triebe, die spätestens mit Erreichen der Geschlechtsreife zu erlöschen scheinen, doch *latent* weiterbestehen; beim gesunden, normalen Tier blockieren bestimmte Hemmungsmechanismen ihre Aktivierung. Solch ein Zurückfallen in Triebe früherer Lebensstadien, insbesondere der Nestlings- und Jugendzeit, bezeichnen LACK (1946) und MEYER-HOLZAPFEL (1949) als *Regressionen.* Sie treten bei Dorngrasmücken nach Unfällen, bei Krankheiten und im natürlichen Altern auf.

Schon während der Nestzeit können Störungen einsetzen. Dorngrasmückennestlinge wachsen im Gegensatz zu beispielsweise Eulenjungen sehr einheitlich heran. Auch in Spätgelegen, in denen intensive Wärmeeinstrahlung erstgelegte Eier früher als letztgelegte schlüpfreif macht, betragen die Unterschiede nicht mehr als eine Tagesspanne. Deshalb erkennt man durch Futtermangel hervorgerufene Regressionen sehr leicht. Im regenreichen Sommer 1951 wurden wildlebende unterernährte Nestlinge erst am 17. Tage flügge. Bis dahin sperrten sie noch immer nur mit dem einsilbigen «tzieb»-Geschrei, das auch erst am 9. Tage eingesetzt hatte. Im Schreck duckten sie sich stumm in die Nestmulde. Das Sperren war also vom 6., die Schreckreaktion vom 10. Tage an nicht mehr altersspezifisch und das Verlassen des Nestes um mindestens drei Tage verzögert.

Bei einem von mehreren hundert Nestlingen entdeckte ich einen körperlichen Defekt, der zur Regression führte. Ein Junges mit verkümmertem Oberschnabel (Abb. 3) blieb am 12. Tage noch allein im Nest und sperrte unter reinem «tzieb»-Geschrei leise die fütternden Eltern an. Seine drei Geschwister sassen in der Nähe des Nestes verstreut umher und gierten unter lautem «idat». Die Eltern fütterten das missgestaltete Junge

sehr häufig; vielleicht wirkte sein stets offener Mund besonders stark auslösend. Es war ebenso schwer und schien ebenso gut entwickelt zu sein wie seine Geschwister; aber sein Verhalten war das eines Nestlings vom 6. bis 9. Tage. Ausser dem Sperren war die Schreckreaktion zurückgeblieben: Obwohl die Alten heftig «wäd» schrieen und erregt schnarrten, die Geschwister unter «tscheck»-Geschrei flüchteten und ich alles tat, um das Junge zu erschrecken, blieb es stumm liegen; allenfalls drückte es sich in die Nestmulde. Ebenso verhielt es sich danach auf der freien Aufnahmefläche (Abb. 3). Da in diesem Alter das Junge noch unselbständig ist, kann der Schnabeldefekt allein die Verhaltensentwicklung kaum derart aufgehalten haben. Die stets offen liegende Mundschleimhaut, auf der an diesen trockenheissen Tagen unablässig *Lasius*-Ameisen krochen, war sehr entzündet. Die Ameisensäure dürfte für diese Regression mitverantwortlich sein.



Abbildung 3. Zwölf Tage alte, unflügge Dorngrasmücke mit verkümmertem Oberschnabel; 30. Juni 1952.

Eine gewisse Rückfälligkeit zeigen junge Dorn-, besonders auch Gartengrasmücken, die auf dem Herbstzuge gegen Fensterscheiben prallen. Betäubt aufgelesen bleiben sie während der ersten Stunden, selbst über Tage der Gefangenschaft ruhig auf der Hand sitzen und nehmen vereinzelt auch stumm *sperrend* Futter ab. Sowie sich ihr Befinden bessert, sind sie plötzlich äusserst scheu und wild, was bei stärkeren Defekten oft erneut zu Rückschlägen führt.

Eine besonders vollständige Regression beobachtete ich bei einem alten Männchen, das nach zweijährigem, ununterbrochenem Kammeraufenthalt ohne feststellbare Defekte allmählich immer hinfälliger wurde. Es begann mit geringfügigen Unsicherheiten in der Lokomotion; er landete nicht mehr so zielgerecht wie bisher, sondern allmählich immer ungenauer. Während er mich sonst nur in seinen Brunstphasen als Weibchenkumpan behandelt hatte, schloss er sich mir jetzt auch in der Ruhephase an. Seine sozialen Reaktionen drückten zuerst schwache Balzstimmung aus, die im Verlaufe eines Monates langsam zum kindlichen «Weinen» und nachfolgenden Zusammenrücken überging. Sein Kontaktbedürfnis wurde so gross, dass er mir auf Schritt und Tritt nachfolgte, und wenn das nicht möglich war, mich unentwegt beobachtete. Gleichzeitig wurde er unglaublich neugierig; er schreckte vor keinem noch so ungewohnten Gegenstand mehr zurück, sondern musste alles beschauen, beknabbern und daran zerren. Andererseits

wurde ohne jeden erkennbaren äusseren Anlass lang anhaltendes Schreckgebaren mit unaufhörlichem «dscharp»-Geschrei immer häufiger. Auch pickte er immer seltener Futter auf und begann stumm, später unter «idat»- und «tzieb»-Geschrei zu sperren. So wurde die Reihenfolge, in der die Verhaltensweisen nacheinander von der Nestzeit zur geschlechtlichen Reife aufgetreten waren, in der Regression rückwärts durchlaufen.

Zwei Tage vor seinem Tode sperrte das Männchen, so oft ich erschien, unter «tzieb»-Geschrei wie ein wenige Tage alter Nestling zielunabhängig senkrecht nach oben. War ich abwesend, so verkroch er sich stets in eine Mulde unter einem Grasbusch seiner Ersatzwiese. Zum Abend setzte er mit «dscharp»-Rufen und halblautem Schnarren ein, steigerte sich mit zunehmender Dämmerung in ein heftiges «dschräid»-Geschrei, das normalerweise nur bei grossem Schreck oder heftigem Schmerz zu hören ist. Sofort war er ruhig, wenn ich das Licht einschaltete; dann «weinte» er kurz, schmiegte sich in meine Hand und schlief gleich darin ein. War er jedoch wieder im Dunkeln und allein, so schrie er gleich wieder.

An seinem Todestage sperrte er immer seltener und strebte dunkle Winkel an; am liebsten kroch er in meine hohl gehaltene Hand, oder wenn ich sie ihm verweigerte, in eine Tasche meines Arbeitsmantels. Nur bei mir blieb er völlig ruhig; ging ich weg, rief er sofort ununterbrochen Schrecklaute; und jedesmal empfing er mich «weinend» und suchte Kontakt. Unmittelbar vor dem Erstarren steigerte er sich nochmals in schwaches, aber dauerhaftes Balzgebaren mit leisem Gesang und leichtem Flügelfächern.

Da auch andere hinfällig gewordene Käfigtiere sich sehr ähnlich verhielten, dürfte die Regression zum kindhaften Verhalten arttypisch sein. Auch Tiere, mit denen ich aus Versuchsgründen stets im Rivalenverhältnis gestanden hatte, nahmen während ihrer Regression schlagartig wieder den früheren sozialen Kontakt vollständig auf.

Je *hinfälliger* ein altes Tier wird, desto *weiter* schreitet die *Regression in frühkindliches Verhalten* fort, bis sie mit den Reaktionen des Frischgeschlüpften ihren natürlichen Abschluss findet.

Während der Regression bildet sich auch der Artgesang nach bestimmten Gesetzmässigkeiten zurück; er zerfällt in einzelne, kurze Stücke, wird zu einem unmelodischen, teilweise krächzenden Stammeln, und je hinfälliger der Vogel wird, um so mehr herrschen im Gesang Schrecklaute des «dscharp»-Types sowie ihre Bruchstücke vor.

Zusammenfassung

Die angeborenen Verhaltensweisen und die zugehörigen Laute entwickeln sich bei der vom Ei ab schallisoliert einzeln aufwachsenden Dorngrasmücke in genau derselben Reihenfolge, ebenso zeitgerecht und vollständig wie beim Wildling. Die einzelnen Reifungsphasen sind zeitlich streng festgelegt, und das Verhalten kann in ihnen auch ohne spezifische Aussenreize, ja selbst latent reifen. Insbesondere kann sich der Artgesang auch ohne Stimmbetätigung vollkommen entwickeln; deshalb kann man dem Jugendgesang nicht die Bedeutung des Übens zusprechen. Er ist vielmehr bereits von der vierten Lebenswoche an die höchstentwickelte Gesangsform, ein Spiel um seiner selbst willen. Im Vergleich zu ihm ist der funktionelle Reviergesang des brünstigen Männchens eine Reduktionsform.

Das volle Sozialverhalten bringt der Vogel jedoch nur, wenn keiner der spezifischen Aussenreize fehlt. Was für das «Weinen» des Verlassenseins (S. 221) aufgezeigt wurde, gilt auch für das Balzgebaren, den Motivgesang und den Balzflug. Alle diese ebenfalls rein angeborenen Verhaltensweisen sind durch passende Ersatzreize vollständig und bei jedem einzelisolierten Tier übereinstimmend auslösbar.

Alle Handlungen des Fortpflanzungsverhaltens beginnen sich bereits pränuptial in der Jugendphase als Spiele zu entwickeln. Auch der Reviertrieb der Dorngrasmücke reift allmählich, ebenso in der Jugend beginnend, heran. Im Gegensatz hierzu vermutet Meyer-Holzapfel (1949), den «Raumbesitztrieb» habe nur das geschlechtsreife Tier; sie spricht von «merkwürdig rasch verlaufenden Reifungsvorgängen». Da die Verhältnisse bei der Dorngrasmücke gewiss für viele Singvögel zutreffen, müssen wir wohl mit beiden Möglichkeiten rechnen.

Besondere Instinkte des Nestlings und des flüggen Jungen, die, wie das Sperren oder das «Weinen» mit seiner Endhandlung des Zusammenrückens, biologisch sinnvoll nur in bestimmten Zeitabschnitten der Entwicklungsphase auftreten, bleiben auch beim erwachsenen Tier latent erhalten, das heisst, die unterliegenden zentralnervösen Mechanismen werden nicht abgebaut, sondern sind nur blockiert. Die Kindestriebe können als spezifische Regressionserscheinungen bei verzögerter Entwicklung – zuerst regulativ, dann krankhaft – länger als normal aktiviert bleiben; oder sie treten im späteren Lebensalter nach Unfällen, bei Krankheiten sowie beim Altern erneut auf.

Von diesen eigentlichen Regressionen, die Störungen anzeigen, unterscheiden wir Fälle, in denen kindliches Verhalten beim adulten Tier ritualisiert wiederkehrt; zum Beispiel sperrt das weibliche Rotkehlchen im Balzritus sein Männchen um Futter an (Lack, 1946).

Regressives Verhalten, das im «Übersprung» geäussert wird, bedarf noch besonderer Untersuchung.

Die Regression ist ein Ausdruck von Hinfälligkeit und bedeutet für das Tier einen Verlust seiner Sicherheit in persönlichen und sozialen Belangen. Die Beispiele, dass erwachsene verkrüppelte Vögel soziallebender Arten von ihresgleichen versorgt werden, in einzelnen Fällen sogar über Jahre, gehören zu den wenigen Ausnahmen. Lack (1946) berichtet solches vom weissen Pelikan, Fregattvogel, Basstölpel und von der Trottellumme.

Die alternde Dorngrasmücke zeigt neben kindlichem Verhalten häufig Schreckgebaren, das sicher nicht durch Aussenreize hervorgerufen ist. Beim hinfälligen Männchen äussert es sich auch in seinem unmelodischen, stammelnden Gesang, der mit zahllosen Schrecklauten vermischt ist. Es ist zu vermuten, dass die seit langem bekannten sogenannten Sterbe- oder «Schwanen»-Gesänge ebenfalls Anzeichen von Regressionen aufweisen.

SUMMARY

In the Whitethroat (*Sylvia c. communis*) the development and the regression of behaviour and voice were studied. Two males were reared singly in sound-proof rooms in which the one had been isolated 17, the other 2 hours *before* hatching, as well as one female brought in 3 ½ hours after that. Furthermore we kept nestlings isolated later on, juveniles and adults of both sexes.

In the totally isolated birds the whole behaviour, all notes and songs appeared in exact coincidence and within the same phases of development as we could observe in wild birds.

The isolated bird does not need any acoustic signal at all to produce call notes and songs typical of the species at quite the exact age and in the same "drives" as those in the field. Thus, all the 25 known call notes and the three different songs are completely *innate*.

The species' song develops in a process of maturation beginning at the 12th day with the continuous repetition of one single sound corresponding to the first gaping note. Gradually a growing number of innate call notes are integrated with the song, which is fully developed near the end of the first month.

There is no reason to think that the bird could learn the species' song by hearing itself: The song does not only develop synchronously in all males isolated before hatching, equally as well as in wild ones, but it too can *maturate latently*. In males which started singing belatedly the song corresponded exactly to that of other birds of the same age. In the extreme case a male did not warble at all up to its 38th day and then, from the very beginning and without any learning, its song was in its full state.

The song is largely confined to the male. The early isolated female finished its singing at the primitive stage of only two sounds of different pitch on the 13th day.

The soft and continuous juvenile song, and in later years the autumn and winter singing too, show the highest musical differentiation; they are considered as "play" because they are produced without a function for their own sake. The loud territory song with different functions in the reproductive cycle derives from the juvenile song by its simplification to three types of phrases.

Lastly, with maturity, distinct behaviour patterns and call notes of the juvenile are no longer used; but their central nervous mechanisms are not destroyed, they are under natural circumstances only blocked. After accidents, owing to illness, or in the natural course of aging they can reappear in a sort of *regressive* behaviour. The more the bird fades away the more its behaviour and call notes regress to the juvenile and finally to the earliest nestling state, exactly in the reverse way from that in which the development had gone. The song of a sickening male shows signs of regression too. It becomes rough, interrupted to short unmelodious pieces, and is more and more mixed with alarm notes and parts of them.

Regressions are derangements of the animal showing its weakness, and we separate from them the reversed reactions appearing in a ritualized form or as displacement activities.

LITERATUR

Braun, F. (1917): *Über den Einfluss längerer Gefangenschaft auf manche geistige und körperliche Eigenschaften der Vögel.* Orn. Monatsber. *25:* 49–55.

Lack, D. (1946): *The Life of the Robin* (Witherby, London), 224 S.

Meyer-Holzapfel, M. (1949): *Die Beziehungen zwischen den Trieben junger und erwachsener Tiere.* Schweiz. Z. Psychol. Anwend. *8:* 32–60.

Sauer, F. (1954): *Die Entwicklung der Lautäusserungen vom Ei ab schalldicht gehaltener Dorngrasmücken* (*Sylvia c. communis* Latham) *im Vergleich mit später isolierten und mit wildlebenden Artgenossen.* Z. Tierpsychol. *11:* 10–93.

IV.

THE BIOLOGY OF THE PENGUINS OF THE ANTARCTIC

LA BIOLOGIE DES MANCHOTS DE L'ANTARCTIQUE

I

Introduction

William J. L. Sladen

Intensive field studies have not been made on the penguins of the Antarctic since Wilson (1907), Gain (1914), Levick (1915) and Roberts (1940). Recently two organizations, the *Falkland Islands Dependencies Survey* (F. I. D. S.), and the *Expéditions polaires françaises*, have had opportunities for following up this work independently in different parts of the Antarctic. F. I. D. S. continues to occupy permanent Bases in the Antarctic, which were first manned in 1944. The Expéditions polaires françaises (Missions P. E. Victor) has organized between 1948 and 1953 three expeditions to Adelie Land, the French territory in the Australian quadrant.

A morning of the Congress was devoted to penguins, much of the time being taken up by films which demonstrated many aspects of their life histories, behaviour and environment. Motion pictures on animal behaviour are playing an increasingly important part in research. Though they will never replace field work, they can, however, provide a permanent record of movements for re-examination later at leisure, confirm points of controversy, and, in colonial birds, record the group activities of large numbers in one sweep.

The four papers below are separate contributions grouped together under a common title, with one bibliography at the end. Preliminary reports given in this bibliography will soon be replaced by more detailed accounts which will appear in the *Scientific Reports of the Expéditions polaires françaises* (published by Hermann, Paris), and in the *Falkland Islands Dependencies Survey, Scientific Reports* (published by Her Majesty's Stationery Office, London, W. C. 2).

Les dernières études approfondies de Manchots antarctiques sur le terrain sont celles de Wilson (1907), Gain (1914), Levick (1915) et Roberts (1940). Récemment deux organismes: les *Falkland Islands Dependencies Survey* (F. I. D. S.) et les *Expéditions polaires françaises* (Missions Paul-Émile Victor), ont eu l'occasion d'étudier ce sujet indépendemment et dans des régions différentes de l'Antarctique.

Les Falkland Islands Dependencies Survey entretiennent des bases permanentes dans l'Antarctique depuis 1944. Les Expéditions polaires françaises (Missions P.-E. Victor) ont organisé, entre 1948 et 1953, trois expéditions en Terre Adélie, territoire français dans le quadrant australien de l'Antarctique.

Une matinée du Congrès a été consacrée aux Manchots, une grande partie du temps étant dévolue à des films montrant les aspects de leur vie, de leur comportement et de

leur milieu. Les films étudiant le comportement animal jouent dans la recherche un rôle d'importance croissante. Ils ne remplaceront jamais le travail sur le terrain, mais ils fournissent des documents permanents pouvant être ré-examinés à loisir, confirmant les points discutés, et pour les Oiseaux coloniaux ils enregistrent en un instant les activités sociales d'un grand nombre d'individus.

Les quatre articles suivants sont des travaux séparés, groupés ensemble sous un titre commun et suivis d'une bibliographie commune. Les travaux préliminaires mentionnés dans cette bibliographie seront complétés par des travaux définitifs publiés par les Expéditions polaires françaises (Editeur Hermann, Paris) et par les Falkland Islands Dependencies Survey (Editeur Her Majesty's Stationery Office, London, W.C. 2).

FILMS

The Life History of the Adelie Penguin, Pygoscelis adeliae. Photographed and edited by W. J. L. Sladen at Signy Island, South Orkneys, 1950–1951. Kodachrome, 16 mm, 1,600 feet. Taken on behalf of the Falkland Islands Dependencies Survey, Scientific Bureau, London.

Le Manchot Adélie, Pygoscelis adeliae. Par J. Sapin-Jaloustre et J. Cendron, Terre Adélie, 1949–1952. Noir et blanc, 16 mm, 180 m. Edité par Expéditions polaires françaises, Paris.

Le Manchot empereur, Aptenodytes forsteri. Sous la direction de J. Prévost, Terre Adélie, 1952–1953. Noir et blanc, 16 mm, 130 m. Edité par Expéditions polaires françaises, Paris.

II

Quelques aspects de la vie du Manchot Adélie en Terre Adélie

Jean Sapin-Jaloustre
Expéditions polaires françaises (Missions P.-E. Victor)

La communication suivante est basée sur les observations effectuées à la rookerie de *Pygoscelis adeliae* de Port-Martin (66°49′ S et 141°24′ E) par J. Sapin-Jaloustre au cours de la Première Expédition antarctique française en Terre Adélie (1948-1951) et par J. Cendron au cours de la Deuxième Expédition (1950-1952). Les prises de vue du film «Le Manchot Adélie» de J. Sapin-Jaloustre et J. Cendron ont eu lieu dans les mêmes conditions[1].

Les Manchots Adélies hivernent sur les glaces flottantes à la limite de l'eau libre et viennent, d'octobre à mars, s'établir en colonies sur la côte pour la nidification, la reproduction et l'élevage des jeunes. La structure sociale est du type «mosaïque de territoires juxtaposés» sans manifestations hiérarchiques.

La côte de Terre Adélie, entre les 136ᵉ et 142ᵉ degrés de longitude Est, ne comprend que six petits groupes rocheux de surface minime au milieu de falaises de glace et de glaciers. Un climat antarctique extrême y est réalisé, non pas du fait de la température relativement modérée (moyenne annuelle −12° C), mais du fait du vent et du blizzard (moyenne annuelle 19 m/s). En 1950 et 1951 la glace de mer existait devant Port-Martin d'avril à janvier, la limite des eaux libres se rapprochant progressivement de la côte pendant le mois de décembre. La population maximum de la colonie étudiée atteignait 5000 Oiseaux.

Les variations de la population et les différentes périodes du cycle annuel

Les différentes courbes de la population (figure 1) et du pourcentage d'Oiseaux en couple (figure 2) obtenues par dénombrements directs sur le terrain dans deux emplacements étudiés et par l'étude photographique systématique d'un troisième emplacement (Le «Rocher Noir») offrent un bon parallélisme. Le même parallélisme existe avec la courbe de la population de la rookerie de Signy Island (South Orkneys) (Sladen, 1953) à condition de décaler cette courbe d'une dizaine de jours.

Les deux catégories de courbes (population et pourcentage d'Oiseaux en couple) met-

[1] Observations et prises de vue dans l'Antarctique en février et mars 1949 et de janvier 1950 à janvier 1952.

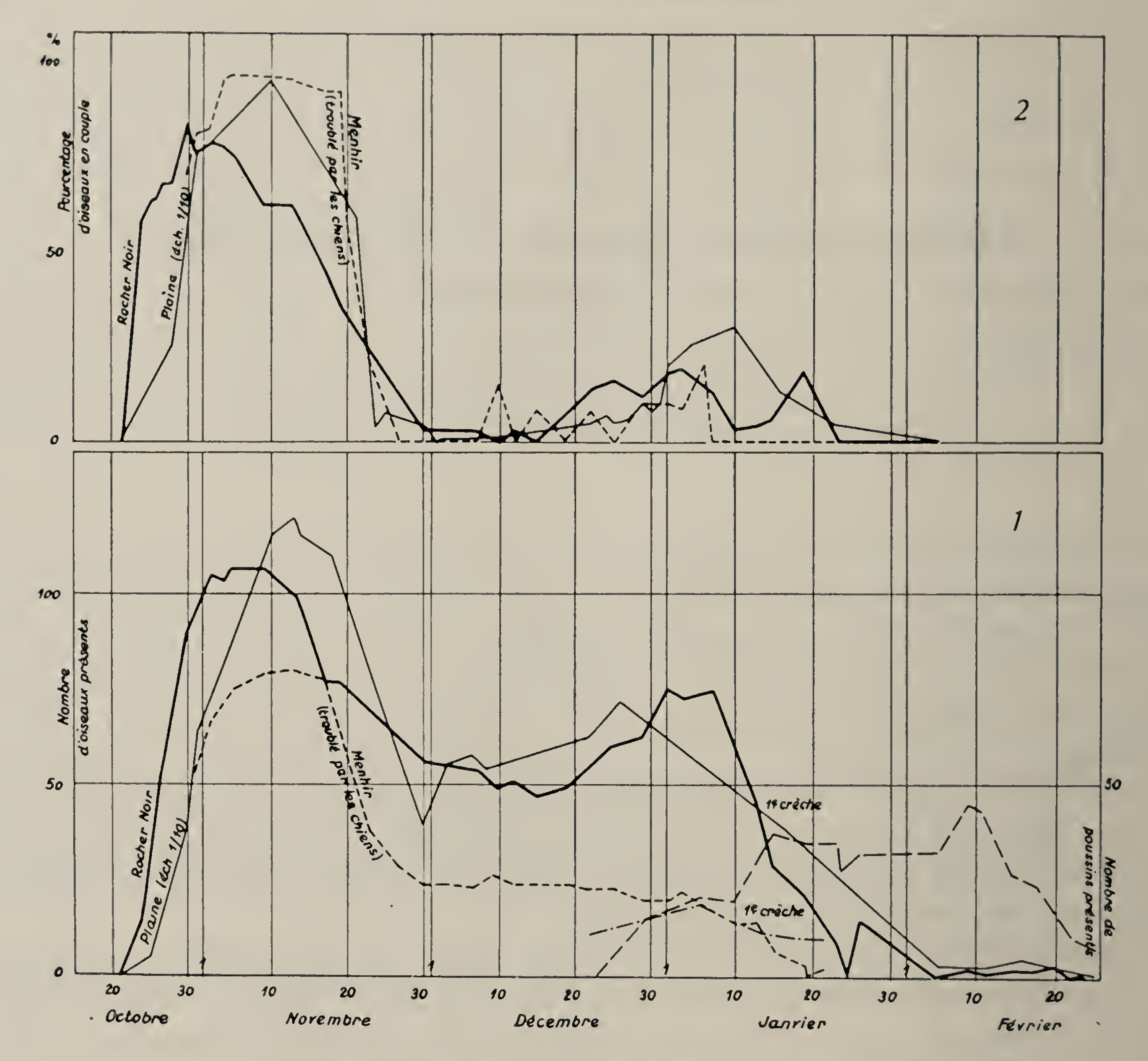


Figure 1. Nombre d'Oiseaux présents à la rookerie.
Figure 2. Pourcentage d'Oiseaux en couple à la rookerie.

tent en évidence les différentes périodes de la vie de la colonie et les mouvements de population correspondants.

L'arrivée à la rookerie et la période précédant la ponte (20 octobre au 10 novembre) sont marquées par l'accroissement rapide de la population et par l'accroissement simultané et parallèle du pourcentage d'Oiseaux en couple. La formation des couples a lieu, en effet, au fur et à mesure des arrivées des Oiseaux. Les maxima des deux courbes se placent dans les premiers jours de novembre.

La ponte et l'incubation (*10 novembre au 20 décembre*). Après la ponte du deuxième œuf vers le 15 novembre, la population tombe rapidement à la moitié de sa valeur maximum et la courbe «pourcentage d'Oiseaux en couple» tombe à zéro. Ainsi se traduit le départ des femelles pour l'eau libre, après 3 à 4 semaines de jeune. Leur retour et les relèves plus fréquentes des couveurs à partir du début de décembre à cause de la proximité de l'eau libre, entraînent une remontée des deux catégories de courbes.

Le poussin au nid (*20 décembre au 15 janvier*). Cette remontée s'accentue après l'éclosion (20 décembre). La faible distance de l'eau libre, raccourcissant les expéditions de pêche,

favorise la présence simultanée des deux conjoints à leur nid. Pour Sladen (voir plus loin), l'augmentation du nombre des adultes est aussi due au retour des «unsuccessful breeders» et des adultes sans poussins.

La période des crèches (15 janvier au 5 février). Après la formation des crèches (15 janvier au 20 janvier), le pourcentage d'Oiseaux en couple tombe définitivement à zéro. Le nombre d'adultes présents sur les lieux de nidification est constamment faible.

La période de mue et de départ (5 février au 25 mars). La population des zones étudiées, très réduite, tombe progressivement à zéro; les adultes en mue se rassemblent pour la plupart sur des congères et des pentes abritées (Cendron, 1953).

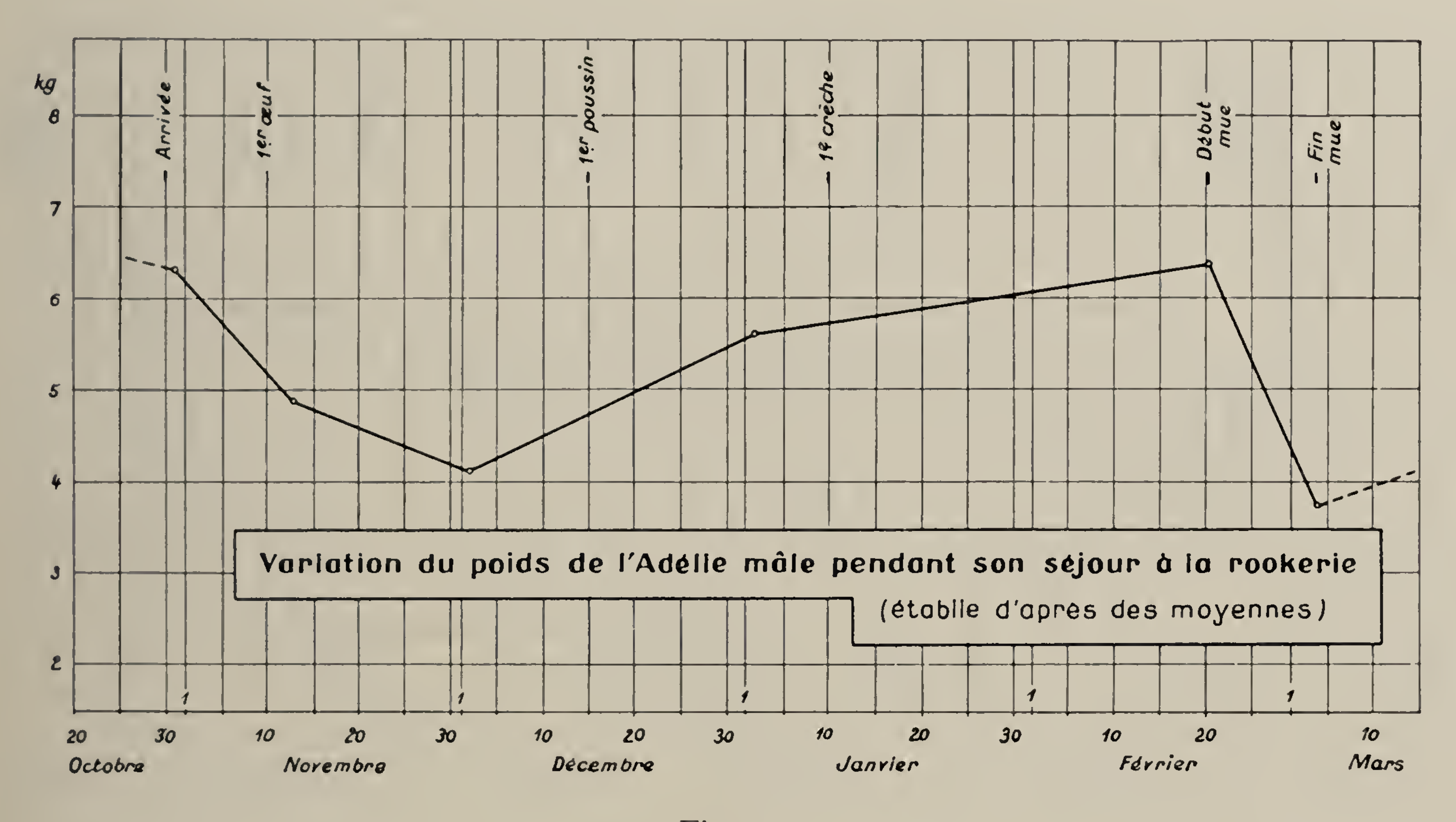


Figure 3.

Une courbe de poids moyen du Manchot Adélie adulte mâle pendant son séjour à la rookerie a pu être établie en se basant sur les pesées de 200 Oiseaux sacrifiés, et, pour la période de mue, sur les pesées successives d'Oiseaux marqués (Cendron, 1953). Elle met en évidence l'amaigrissement lent de la période de jeune avant la ponte et pendant l'incubation, l'amaigrissement extrêmement rapide de la mue, et d'une manière générale des variations cycliques de grande amplitude.

Les attitudes caractéristiques

Un certain nombre d'attitudes du Manchot Adélie sont maintenant bien connues dans leur aspect, mais leur signification reste souvent peu claire. On a tenté de mesurer la fréquence des attitudes principales aux différentes périodes précédemment individualisées. Les courbes doivent évidemment être comparées aux courbes de la population et du pourcentage d'Oiseaux en couple.

La position extatique (*figure 4*) (Full trumpet de RICHDALE, ecstatic display de ROBERTS et de SLADEN) peut schématiquement être caractérisée ainsi: Oiseau debout, bec dressé vers le ciel, ailerons battant sur un rythme lent, émission d'une série de sons sourds et brefs sur un rythme rapide, puis d'un cri éclatant rappelant celui de la poule qui vient de pondre.

Son maximum de fréquence se place pendant la période précédant la ponte, mais elle s'observe pendant l'incubation, l'élevage des jeunes et la période des crèches pour ne disparaître complètement que pendant la mue. Rapportée au nombre d'Oiseaux présents, la fréquence ne diminue que faiblement après la ponte, ce qui ne permet guère de conclure

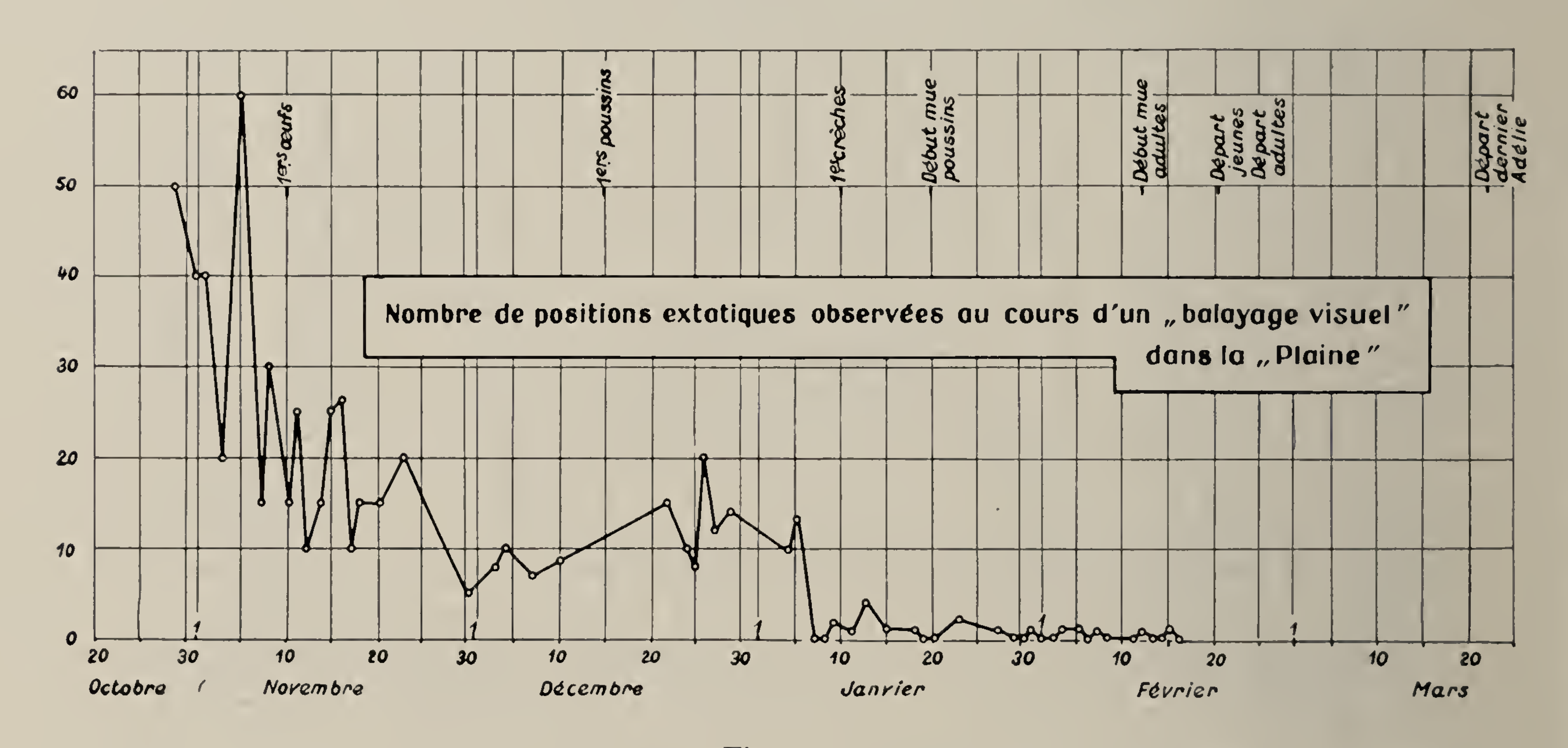


Figure 4.

à un rôle en rapport avec la reproduction. Rappelons que pour SLADEN (1953), la position extatique est liée principalement a la formation des couples.

La parade mutuelle (*figure 5*) (Mutual epigamic display de ROBERTS, ecstatic attitude de RICHDALE, mutual display de SLADEN). Les deux Oiseaux debout face à face, têtes et becs levés, ailerons le long du corps, balancent leurs têtes alternativement à droite et à gauche, en émettant une série de «ka-ka-ka» éclatants ou une sorte de ronronnement. Typiquement les têtes des deux partenaires se croisent, mais dans une forme mineure de cette parade les deux têtes s'inclinent en même temps du même côté. La fréquence doit être rapportée au nombre de couples.

En dehors d'un rôle évident dans la formation et le maintien des couples avant la ponte, la parade mutuelle sert de cérémonie apaisante de la réaction territoriale, fait partie du cérémonial de la relève du couveur, et se produit après tout événement qui a troublé la vie d'un couple (bataille d'un des conjoints, dérangement des Oiseaux par l'observateur, désordre dans la colonie, etc.). De plus, elle est ébauchée entre adultes et grands poussins, notamment avant le nourrissage. Elle aurait donc un rôle sexuel, un rôle social, un rôle familial, et entrerait dans le cadre des «love habits» décrites par RICHDALE. Pour SLADEN

(Nature, 1953), sa fonction essentielle serait de confirmer la reconnaissance individuelle visuelle des Oiseaux.

Le baillement dans lequel l'Oiseau debout, ailerons au corps ou effectuant quelques mouvements lents, gonfle son cou et ouvre largement le bec dressé vers le ciel, a une durée brève, ne se produit que pendant des périodes de quiétude et cesse à la moindre excitation anormale. Il est surtout le fait d'Oiseaux solitaires. C'est la seule attitude qui s'observe à toutes les périodes, et notamment pendant la mue. Sa fonction est encore inconnue.

Les courbettes (Bowing de Roberts). En dehors de la flexion en avant de l'Adélie rece-

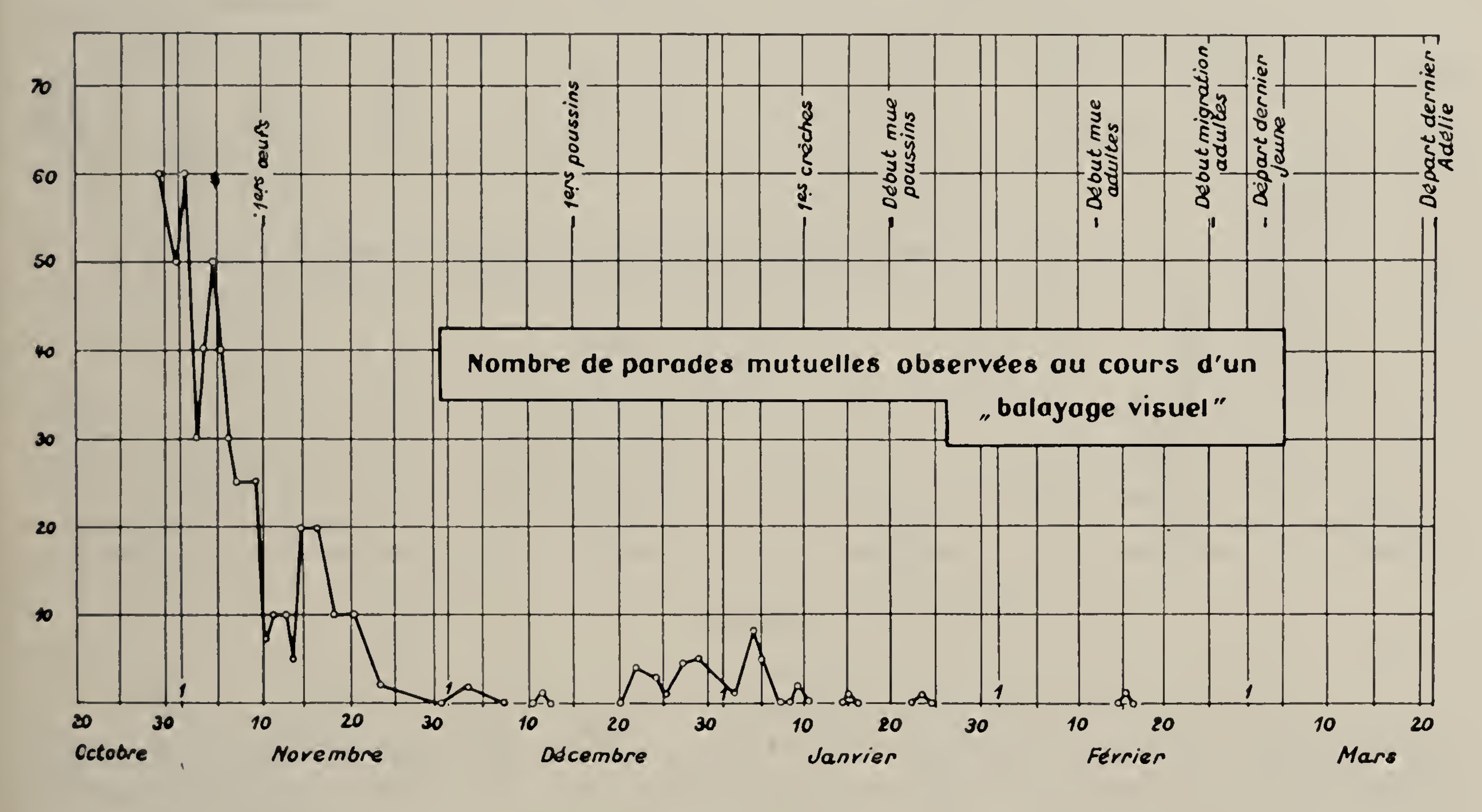


Figure 5.

vant un caillou de sa partenaire, qui paraît être un mouvement dirigé vers le matériau déposé et le premier temps du rangement du caillou, les courbettes vraiment individualisées ont été observées dans deux conditions:

la courbette mutuelle, dans laquelle les deux Oiseaux penchent la tête en avant jusqu'au sol comme s'ils regardaient ensemble quelque chose à terre, à leurs pieds;

la courbette isolée, qui consiste en une flexion très profonde de la tête et du corps, le bec venant entre les pattes, avec dans cette position quelques mouvements d'ailerons et quelques torsions du cou et de la tête à droite et à gauche.

Ces attitudes sont assez peu fréquentes et nous ne savons pas les interpréter.

Les comportements agressifs. La parade d'intimidation typique (aposematic display de Roberts) est marquée par le hérissement des plumes de la tête en une sorte de crête frontale en arrière des yeux, le rejet en arrière des ailerons qui semblent prendre de l'élan pour frapper, l'émission de «ka-ka-ka» coléreux ou d'un grondement sourd et menaçant.

Dans la forme habituelle du combat, les adversaires se repoussent brutalement du

plastron, se pincent du bec, se lancent des coups d'ailerons à toute vitesse et un peu au hasard. L'engagement acharné, au cours duquel chaque adversaire domine à son tour, dure plusieurs dizaines de secondes ou plusieurs minutes.

Dans une deuxième forme de combat, beaucoup plus rare et qui a été observée entre Oiseaux d'un même couple, l'un des Oiseaux, refusant le combat, fuit, est rattrapé, saisi au cou et maintenu au sol par le bec de l'attaquant et reçoit sans se défendre une volée de coups d'ailerons.

Les comportements agressifs ont évidemment une fonction de défense de l'individu,

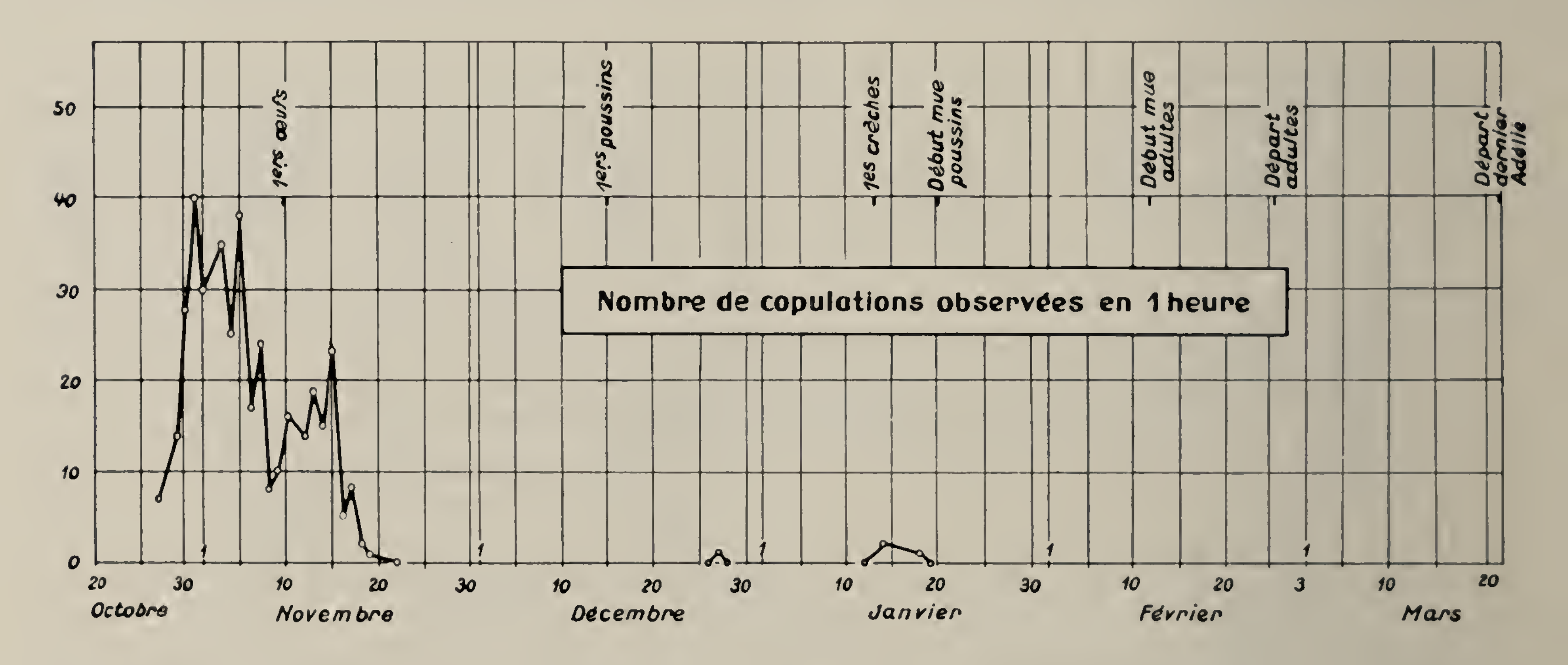


Figure 6.

de défense du territoire, du nid, des œufs et des poussins, évidemment aussi une fonction sexuelle dans les rivalités de la période précédant la ponte. Leur rôle au point de vue de la sélection sexuelle est extrêmement peu probable.

Les copulations dénombrées en une heure sur une surface donnée ont fourni la courbe de la figure 6. Les premières copulations se placent aussitôt après l'arrivée à la rookerie, la fréquence maximum immédiatement avant la ponte (du 5 au 10 novembre). A la fin novembre, les copulations cessent complètement; mais au début de janvier, un très petit nombre est enregistré à nouveau. Dans dix-huit cas vérifiés par dissection, le mâle et la femelle occupaient les positions normales. Le nid ne semble pas un stimulus absolument indispensable, puisque d'exceptionnelles copulations sur la glace ont été observées et filmées par J. PRÉVOST.

La croissance des poussins

La croissance (figures 7 et 8) a été étudiée sur des poussins d'âge connu, pesés et mesurés les uns tous les deux jours, les autres tous les cinq jours. La croissance staturale (figure 7) est régulière et pour un même âge les différences sont relativement faibles. La croissance pondérale est au contraire très irrégulière pour un même sujet, fonction directe des nourrissages. Le poussin n° 33 pèse 526 g à 9 jours, 478 g à 12 jours et 950 g

à 14 jours. Des poussins de même âge ont des poids variant facilement du simple au double.

On peut considérer, d'après les mesures effectuées, les chiffres suivants comme des moyennes:

100 g et 14 cm à l'éclosion,
700 à 800 g et 26 à 28 cm au 15e jour, date de passage du 1er au 2e duvet,
1400 à 1600 g et 34 à 36 cm au 22e jour, date habituelle de l'entrée en crèche,
2000 à 2500 g et 40 à 45 cm au 40e jour en fin de mue.

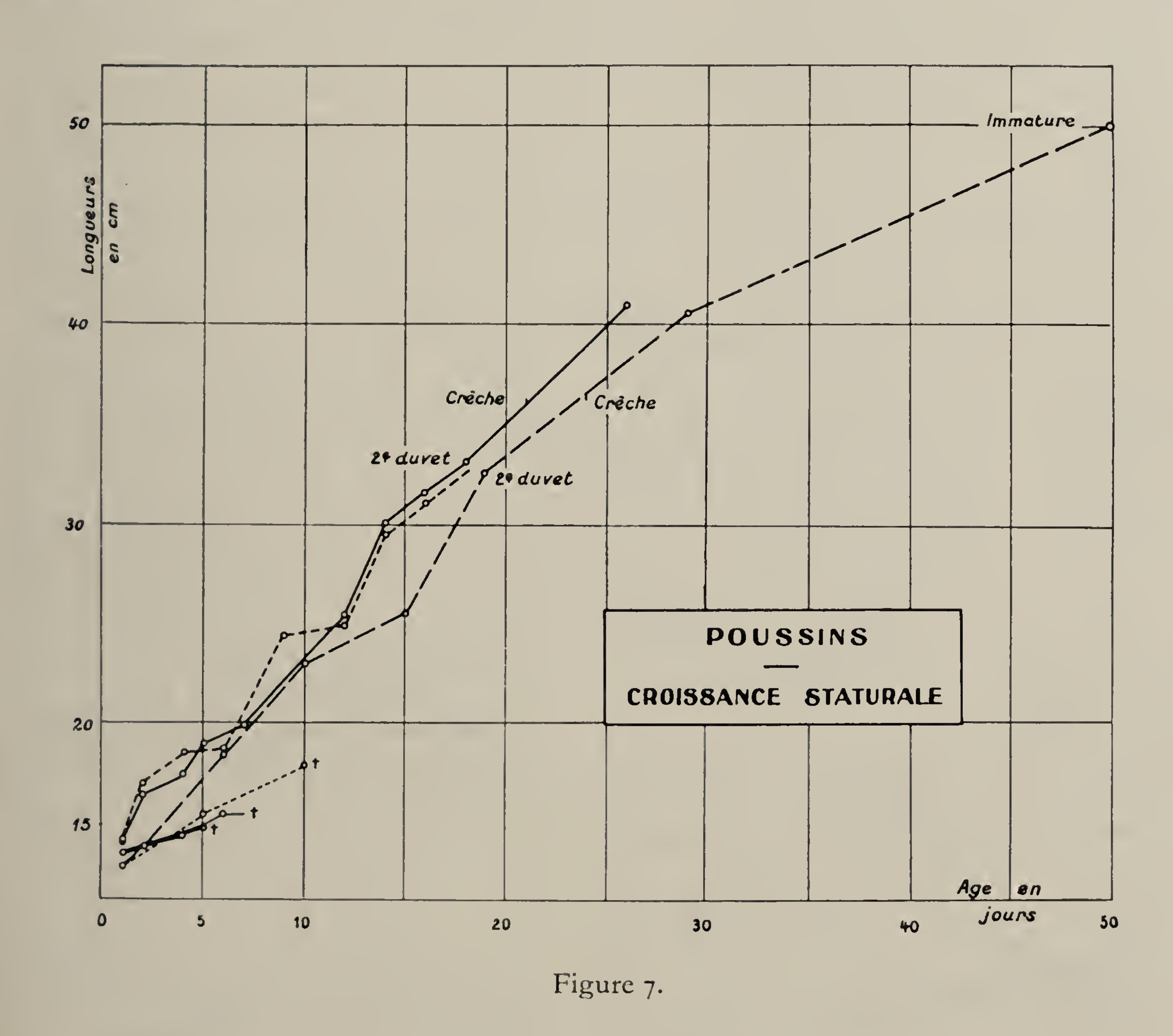


Figure 7.

La croissance des poussins uniques paraît plus régulière et plus rapide que celle de chacun des deux poussins normaux d'un nid.

L'établissement de la thermo-régulation chez le poussin

Un certain nombre de poussins d'âge connu ont été extraits du nid, isolés de la protection des parents et exposés au microclimat normal de la rookerie en été: température entre −1° et +1° C, vent de 0 à 5 m/s. La courbe thermique des sujets a été établie en ayant soin, pour obtenir la température cloacale vraie, d'enfoncer la cuve thermométrique très profondément (figure 9).

Des poussins de 1, 3 et 5 jours se comportent comme des corps physiques, compte tenu de leur surface et de leur poids. La température cloacale baisse régulièrement sans palier, s'élève si l'on expose le poussin sombre au rayonnement d'un soleil relativement chaud, retombe régulièrement à l'ombre, et aboutit en quelques heures à l'équilibre avec le milieu.

Il en est de même chez un poussin de 7 jours (n° 380), hypotrophique et pesant 135 g.

Chez un poussin de 9 jours (n° 386), bien développé, pesant 412 g, on constate les pre-

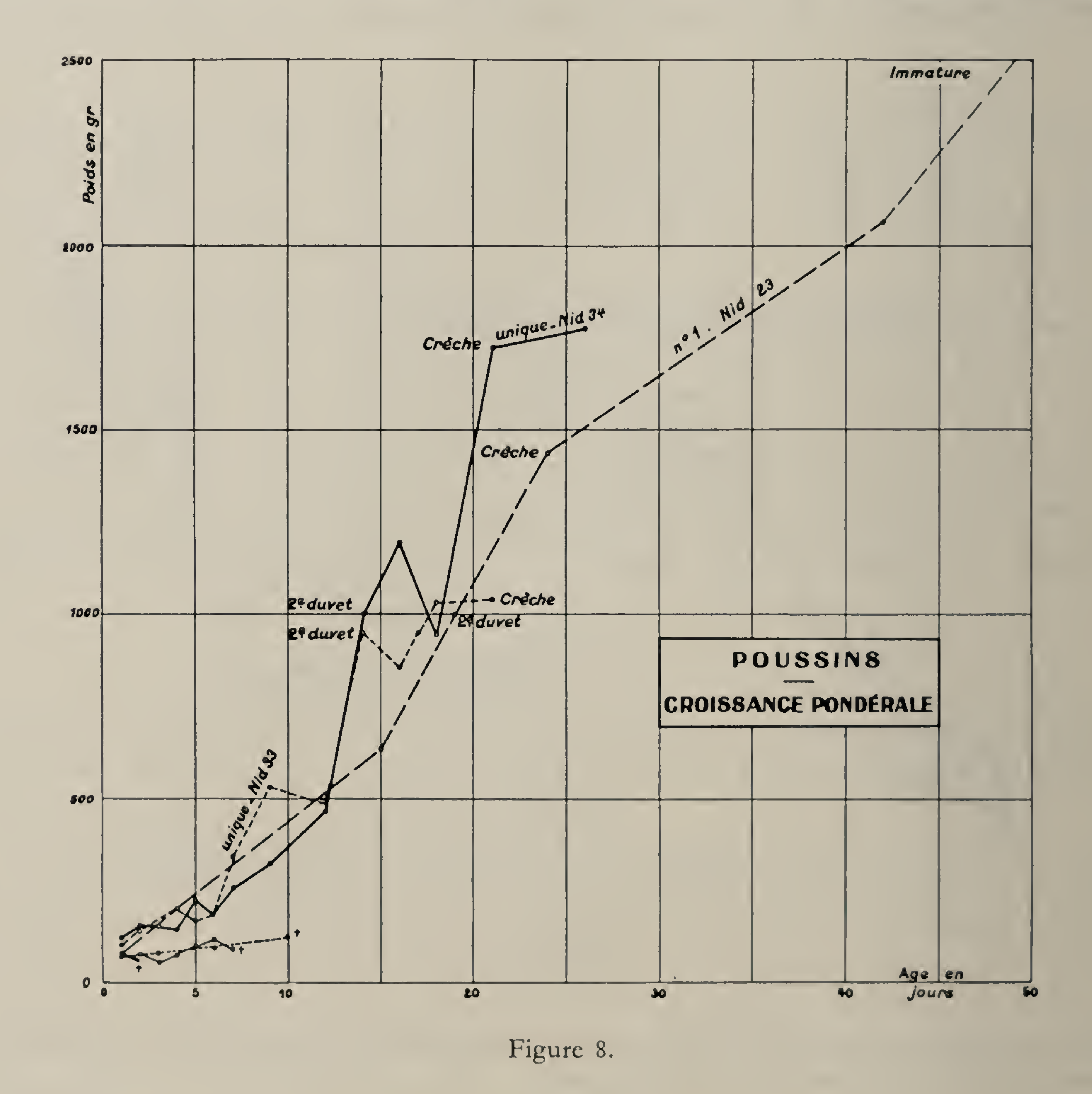


Figure 8.

miers phénomènes décelables de régulation thermique: frissons thermiques, paliers dans la courbe de température.

Un poussin de 12 jours (n° 407), très hypotrophique, pesant 212 g, manifeste également une certaine thermo-régulation, puisqu'il se refroidit moins vite qu'un poussin de 5 jours (n° 379), pesant 295 g.

Un autre poussin de 12 jours (n° 387), pesant 649 g, maintient sa température pendant 4 heures, puis frissonne et se refroidit par paliers jusqu'à 30°. Abrité complètement du vent dans un récipient métallique, il est capable de retrouver en 10 heures sa température

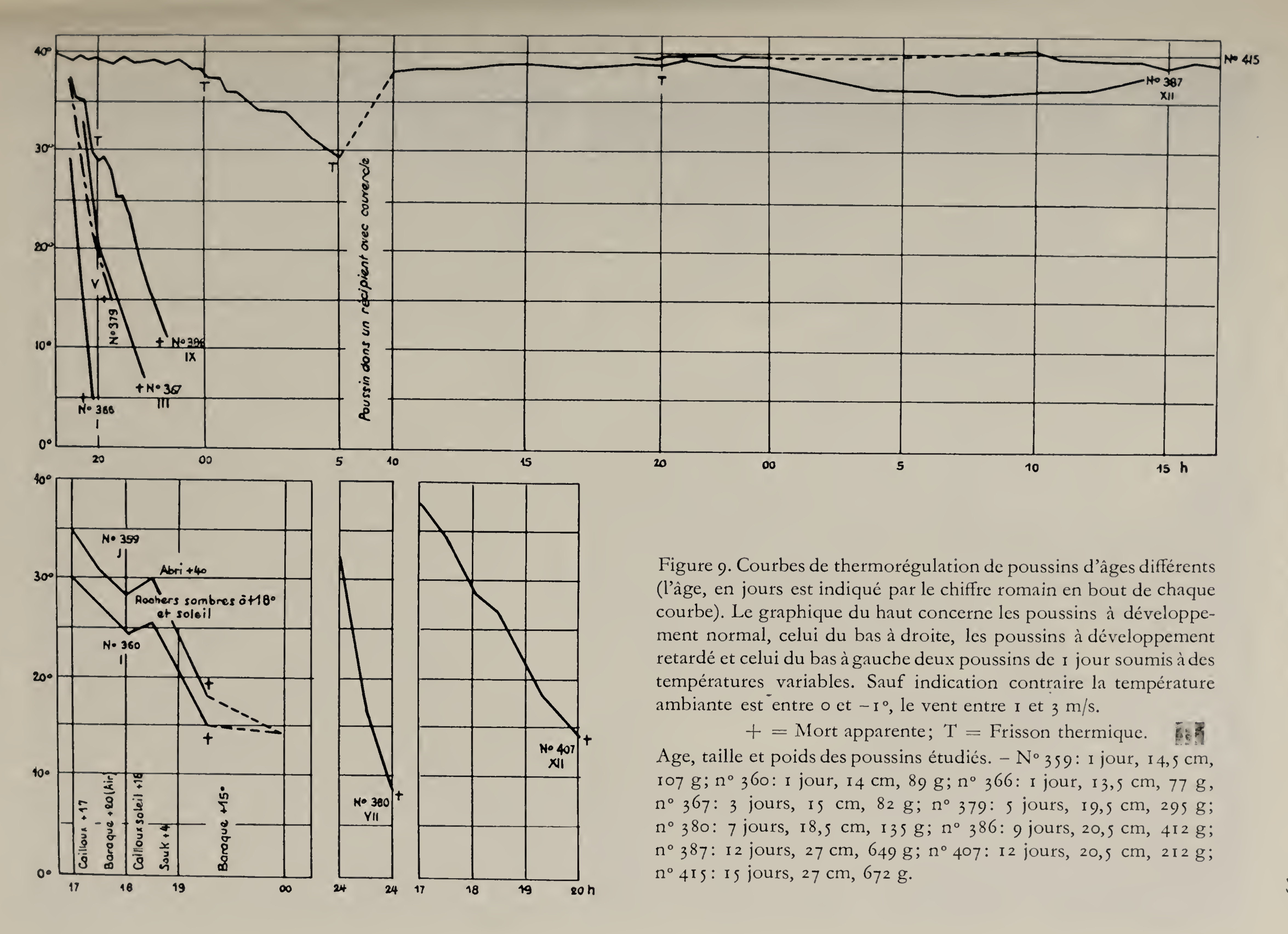


Figure 9. Courbes de thermorégulation de poussins d'âges différents (l'âge, en jours est indiqué par le chiffre romain en bout de chaque courbe). Le graphique du haut concerne les poussins à développement normal, celui du bas à droite, les poussins à développement retardé et celui du bas à gauche deux poussins de 1 jour soumis à des températures variables. Sauf indication contraire la température ambiante est entre 0 et −1°, le vent entre 1 et 3 m/s.

+ = Mort apparente; T = Frisson thermique.

Age, taille et poids des poussins étudiés. – N° 359: 1 jour, 14,5 cm, 107 g; n° 360: 1 jour, 14 cm, 89 g; n° 366: 1 jour, 13,5 cm, 77 g, n° 367: 3 jours, 15 cm, 82 g; n° 379: 5 jours, 19,5 cm, 295 g; n° 380: 7 jours, 18,5 cm, 135 g; n° 386: 9 jours, 20,5 cm, 412 g; n° 387: 12 jours, 27 cm, 649 g; n° 407: 12 jours, 20,5 cm, 212 g; n° 415: 15 jours, 27 cm, 672 g.

normale. A une deuxième exposition, malgré le jeûne, sa défense contre le froid est efficace pendant 16 heures.

A 15 jours, le poussin n° 415, pesant 672 g, règle parfaitement sa température pendant 22 heures d'exposition continue. Il a perdu 152 g, ce qui atteste l'importance de la thermo-régulation chimique.

Cette expérimentation autorise les conclusions suivantes:

Chez le poussin Adélie des phénomènes thermo-régulateurs existent dès le 9ᵉ jour. A 12 jours, chez un poussin normalement développé, la thermo-régulation est efficace pendant plusieurs heures dans les conditions climatiques habituelles. Chez un poussin hypotrophique du même âge, la thermo-régulation existe mais est inefficace. A 15 jours, chez un poussin normal, la régulation est parfaite pendant plusieurs dizaines d'heures.

On peut dire que la thermo-régulation dépend de l'âge et donc du développement du système nerveux pour son établissement, du degré de développement pour son efficacité.

Dans tous les cas, la température cloacale au moment de la mort était voisine de 15° C.

L'acquisition de l'autonomie thermo-régulatrice au 15ᵉ jour permet la séparation des poussins et des adultes et donc la formation des crèches de poussins.

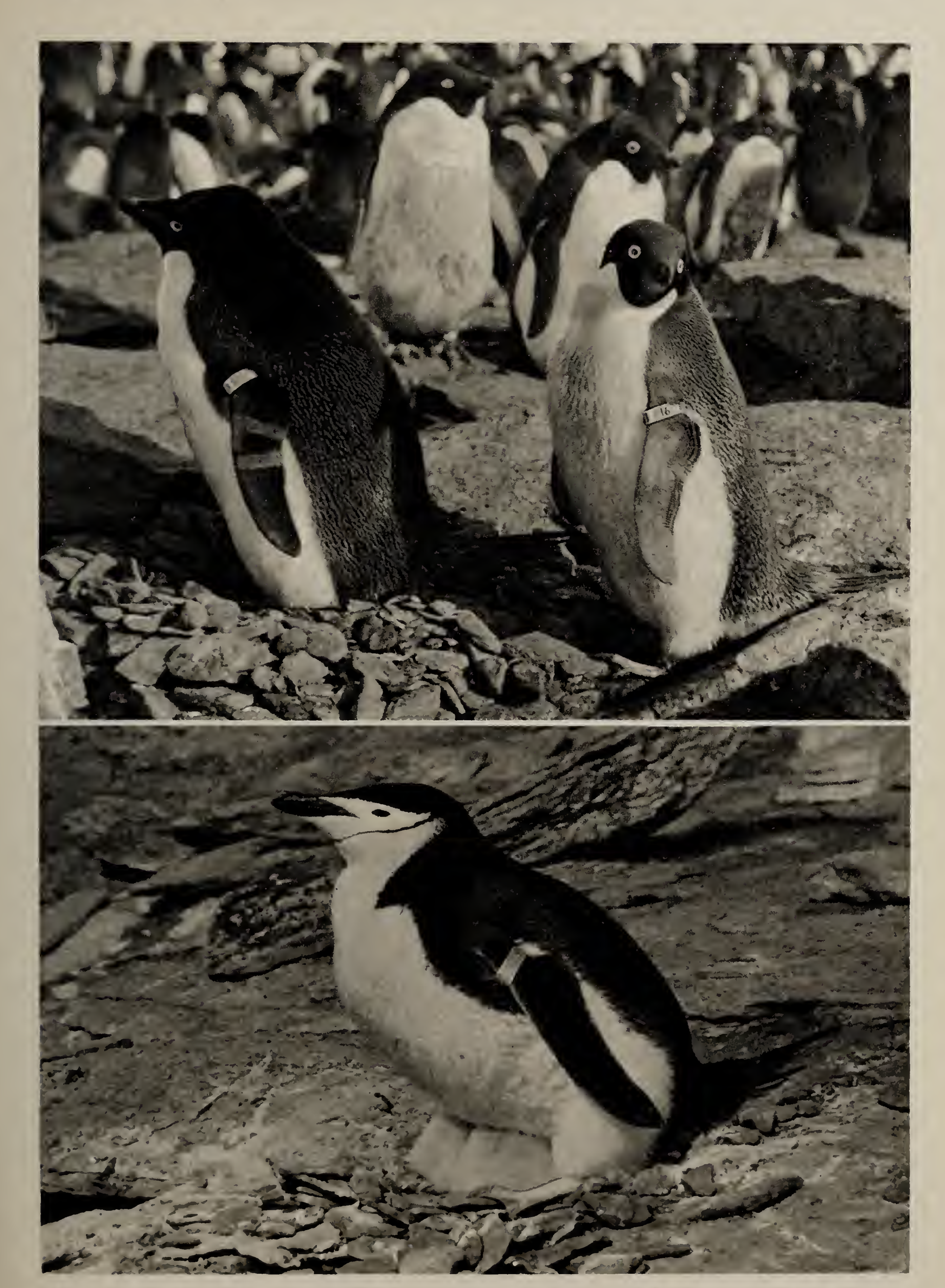
SUMMARY

The graphs of the rookery population (figure 1), and the percentage of birds present in pairs (figure 2) have been established by means of direct field data and by a systematic photographic study. They illustrate the movement of the population of the two sexes during the pre-egg stage, incubation and breeding periods, moult and departure. Figure 3 shows the curve of the average weight of the male adult Adelie Penguin during its stay at the rookery.

Principal displays of the Adelie Penguin such as ecstatic and mutual displays, yawning, bowing, and habits of aggression are briefly described and discussed. Curves of the frequency of ecstatic display (figure 4), mutual display (figure 5), and copulation (figure 6) during the rookery period are included.

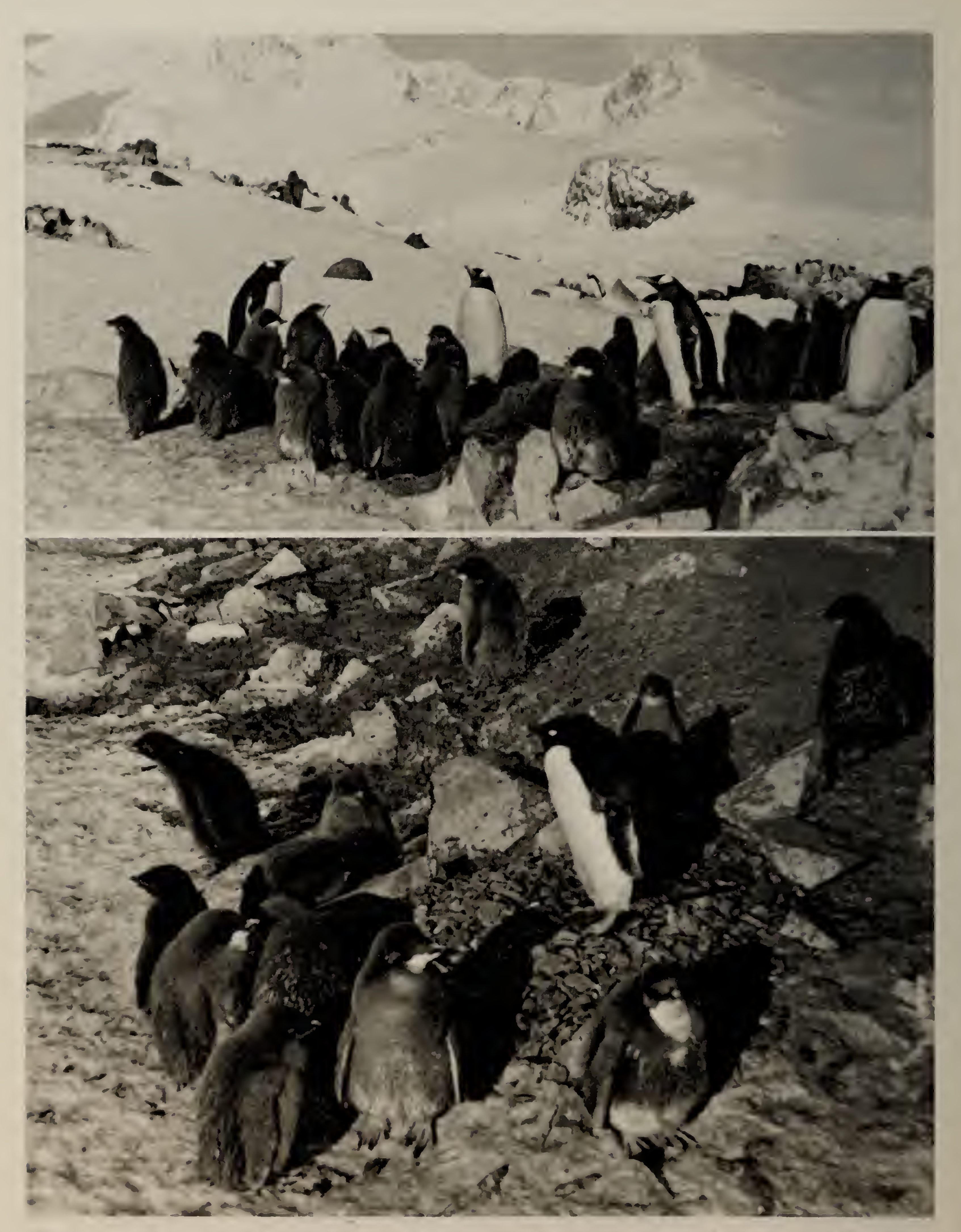
The chick's growth in weight and height from hatching to the age of 40 days is given in the figures 7 and 8.

Thermo-regulation of the chick, when taken from parents and exposed to the normal climatic conditions of the rookery, was studied by means of the curve of cloacal temperature. At 9 days of age, thermo-regulation is detected by the onset of shivering and by several stops in the fall of the temperature. The 12-day-old chick, in good condition, is able to maintain its temperature during several hours. At 15 days, thermo-regulation is completely efficient. This permits life without the parents' shelter and therefore the formation of creches.



Methods of marking. *Above:* – *Pygoscelis adeliae* pair at nest. Note rings and paint number '17' on flippers. *Below:* – *P. antarctica* with flipper-ring, crouching over two chicks.

(Photos by W. J. L. Sladen) *(By courtesy of F. I. D. S.)*



There are no 'guards' to the *Pygoscelis adeliae* creches. Chicks will crowd near adult penguins of any kind. These adults are often unsuccessful breeders re-occupying territory after recuperation at sea, or non-breeding 'wanderers' staking a claim on new territory. They usually build large nests. The adult (*below*) having built a nest, guards this and not the chicks, which stand around just out of pecking range. *Above:*—a small creche of *P. adeliae* chicks gathered around adults of a different species, *P. papua*. How could these adults possibly be 'guarding' the chicks?

(*Photos by W. J. L. Sladen*) (*By courtesy of F. I. D. S.*)



Part of a mixed colony of *Pygoscelis adeliae* and *P. antarctica* photographed from fixed positions at different times of the season. *Top:* – 17 October, 1950; early *P. adeliae* arrivals occupying former nest-sites even when covered by one foot or more of snow. *Middle:* – 27 October; two days before the first *P. adeliae* eggs were found and eleven days before the first *P. antarctica* returned. *Bottom:* – 27 December; closer view showing *P. adeliae* (left) over large chicks and *P. antarctica* (right), occupying the steeper slope, incubating eggs. The arrow points to the same rock in each photo. Note that the snow goes last of all from the *P. antarctica* sites.

(*Photos by W. J. L. Sladen*) (*By courtesy of F. I. D. S.*)



Pygoscelis adeliae over two small chicks. Note density of the semi-erected feathers, which may protect the bird when dashed against rocks in rough seas.

(*Photo by W. J. L. Sladen*) (*By courtesy of F. I. D. S.*)

III

Some Aspects of the Behaviour of Adelie and Chinstrap Penguins

William J. L. Sladen

Falkland Islands Dependencies Scientific Bureau, and Edward Grey Institute, Oxford University

(Plates 1–4)

A rookery of about 50,000 Adelie Penguin (*Pygoscelis adeliae*) nests was studied at Hope Bay, Graham Land (figure 1) in 1948–49. A second year's study, 1950–51, was made at a rookery of about 10,000 Adelie and rather fewer Chinstrap[1] Penguin (*P. antarctica*) nests at Signy Island, South Orkneys, where also the film and sound records were taken. In both places there survived a small number of birds that had been ringed two seasons before. During this study, a further 338 Adelies and 212 Chinstraps were ringed, and more than 1600 temporarily marked with coloured rings or paint (plate 1). Over 1500 birds of both species, that had to be fed to sledge-dogs, were dissected.

The Diversity of Behaviour in a Penguin Community

Individuals composing a penguin community show a diversity in behaviour difficult to understand until a large sample of marked birds is studied. The most important reasons for this diversity, already summarized for the Adelie (Sladen, 1953), are age and breeding experience, success or failure in breeding, the habit of "keeping company", and individual variation.

Age and Breeding experience. – There are three main groups: the "experienced" (or established) breeders, the "inexperienced" (or unestablished) breeders, and the non-breeding "wanderers". From ring recoveries it has been shown that established Adelies normally return to the same nest-sites and keep the same mates from year to year (Andrew and Roberts, 1952). Chinstraps do not appear to be quite so faithful, though once established they return to within a few feet of their former sites. The inexperienced, unestablished breeders, usually returning later after winter, must first find nest-sites and mates. At best they will find vacant sites within a colony, but may be expelled if the rightful owners, arriving late, find them in occupation. At worst they will occupy territory on the periphery of colonies, but may improve this should opportunity afford. Not until after their first or maybe second breeding season, will they become established breeders.

[1] Often called the Ringed, Bearded or Antarctic Penguin. I agree with Murphy (1936) that the South American name "Pinguin de Barbijo", equivalent to "Chinstrap Penguin", is the best vernacular name for this species.

Fights are more frequent, courtship behaviour more prolonged, and breeding efficiency lower among these inexperienced breeders. The non-breeding "wanderers", having no permanent attachment to territory, are seen in small parties walking around the rookery, or wandering far away inspecting uninhabited rocky outcrops. A lone male might temporarily occupy territory in a colony, build a large nest and "keep company" with a female, with which he might breed for the first time next season. It is these wanderers and some of the unestablished breeders that, under favourable conditions, will extend the range of the species to new areas. Experiments have shown them to be an important reserve population, ever ready to fill gaps.



Figure 1.–Observation tent at Hope Bay, Graham Land, 1948.

Success and failure in breeding.– Unsuccessful breeders break off the normal routine if eggs or chicks are lost, and go to sea to feed. They usually return and reoccupy their nest-sites for a period of fasting similar to the first one of the normal breeding cycle (figure 2 B). The second rise in population observed between the time of hatching and creche formation (see SAPIN-JALOUSTRE, p. 232 f. above) is therefore not only made up of parents guarding and returning to feed their chicks, but also of unsuccessful breeders returning to reoccupy or maybe even improve former territory. Added to this are the non-breeding "wanderers" which are endeavouring to stake a claim on territory. The diversity in behaviour observed during this *reoccupation period* has an interesting parallel in the Emperor Penguin, *Aptenodytes forsteri* (see PRÉVOST, p. 249 below). Adelie parents, perhaps inexperienced first-time breeders, with their chicks, are not infrequently molested by these unsuccessful birds and non-breeders. Previous literature is confused in respect to their

exact status, LEVICK (1914) calling them "hooligan cocks", and others mistakenly considering them to be "guardians" of the creches. There are no guardians. Chicks in the creche stage tend to crowd near adults of any sort (plate 2). The unsuccessful birds peck at them vigorously, not to persuade them back into the creche, but to keep them away from their own territory (plate 2). Moreover, parents spend the minimum of time with their offspring and normally return to sea for more food soon after emptying their stomachs.

Keeping company (term first used by RICHDALE, 1945). – One of the most interesting discoveries from marking Adelies and Chinstraps as soon as they arrived at the rookery,

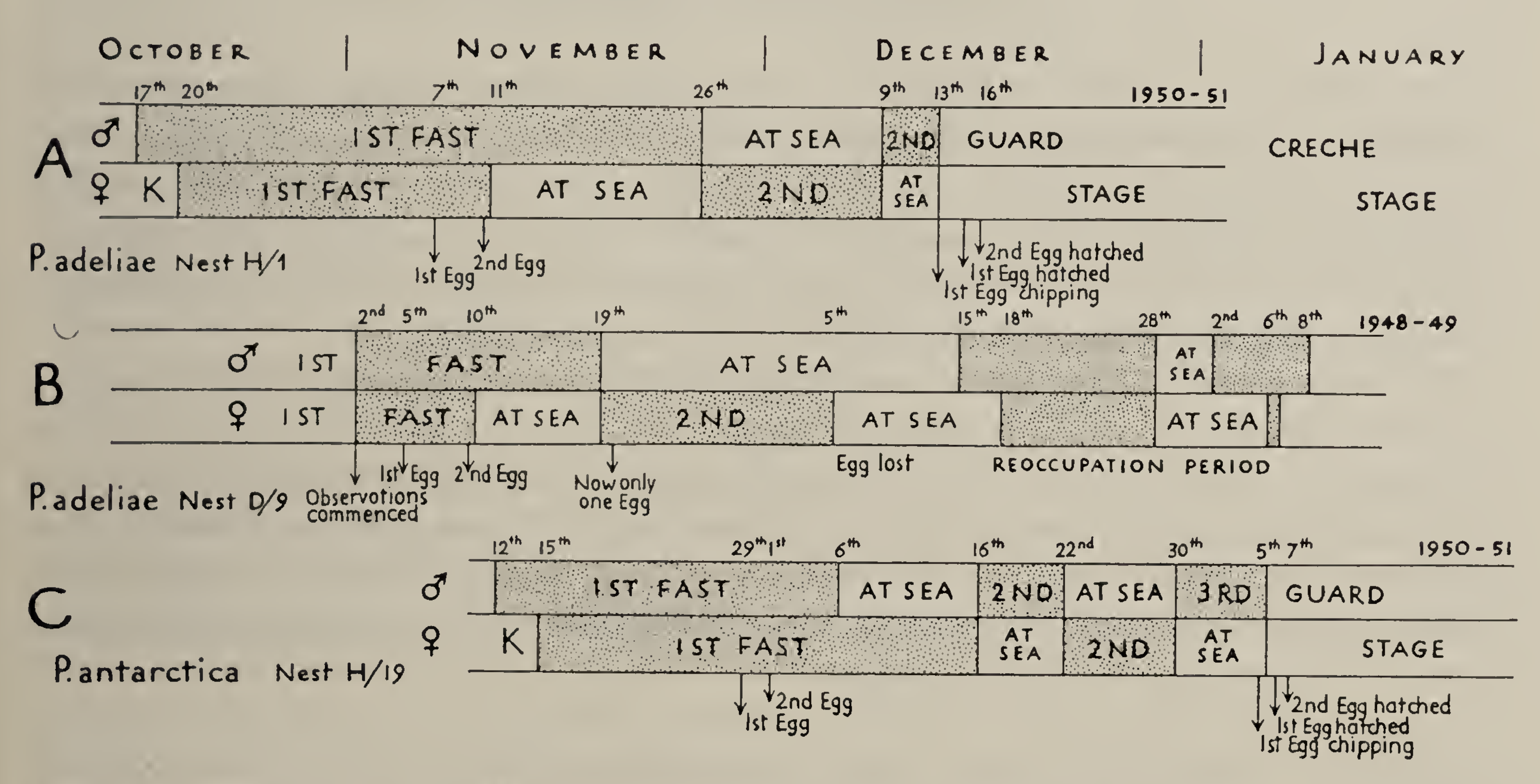


Figure 2. – Fasting periods, up to egg-hatching of: (*A*) a successful *Pygoscelis adeliae* pair, (*B*) an unsuccessful *P. adeliae* pair, and (*C*) a successful *P. antarctica* pair. All birds were marked and observed at their nest-sites. The sexes of the female of nest H/1 and the male of nest H/19 were confirmed later in the season by dissection. The birds of nest D/9 were first ringed when breeding in November 1946 and returned to the same nest-site in 1947–1948 and 1948–1949. They lost their eggs as a result of bad weather during the 1948–1949 season at Hope Bay, when loss of eggs at this rookery was about 80 %. K = male was "keeping company" with another female in his nest-site.

was that they frequently kept company with another bird of opposite sex before their old, or otherwise preferred, mate appeared (figures 2 A and C). I believe this has survival value in facilitating the formation of new pair-bonds, should the original mate of an experienced breeder fail to return, or return very late. Experiments before egg-laying showed that experienced Adelie breeders acquired new partners within a few hours of one of either sex being removed, inspite of the presence of other single birds (presumably inexperienced or non-breeders) nearby.

Individual variation. – Breeding experience cannot be expected to correspond absolutely with age, nor must it be assumed that experienced breeders will always be more successful than inexperienced ones. For instance, levels of intensity may vary with constitution, morale, weather, and the chances of illness or loss of partner at critical periods. Investi-

gation of factors such as these present a challenge for future workers. RICHDALE (1951) describes a small group of Yellow-eyed Penguins, *Megadyptes antipodes*, as "confirmed bachelors". They make no nests and are not attached to any particular part of the rookery. Such birds may exist among the Antarctic Penguin communities and need to be distinguished from the youthful non-breeding wanderers. The only really satisfactory way to study these and other complexities is by long-term research on a large sample of marked birds of known age (i. e. first marked as young). In this respect, RICHDALE's work, now founded on 18 consecutive seasons, sets us an unparalleled example.

Some Ecological Considerations

Examination of stomach contents of many Adelies and Chinstraps throughout the breeding season showed that their food, *Euphausia superba*, was the same. The following ecological differences of South Orkney birds studied 1950–51, suggest how these two closely related Penguins can breed side by side in vast colonies. The South Orkneys (with the South Sandwich Islands) mark the most northerly limit of the Adelie's breeding range, and perhaps the centre of the Chinstrap's range.

The breeding season.–The Adelie breeds three to four weeks earlier than the Chinstrap, and does not moult on land in these latitudes.

Colony sites.–Adelie colonies were normally situated on fairly flat exposed ground and Chinstraps on steeper slopes, often among boulders and on rock ledges. Where the two species nested side by side this difference was most noticeable (plate 3), the Adelies returning earlier and occupying their nest-sites when most of the Chinstrap sites were still covered in many feet of snow (plate 3).

Fasting periods.–Once arrived at the rookery after winter, breeding Adelies remained together at their nest-sites for about three weeks without food. As soon as nests had been built and eggs laid, the females walked off to sea to feed, leaving the males to incubate alone. This exodus of females from the rookery coincided with the break up of the sea-ice at Signy Island and the arrival of the first Chinstraps. It was not until the females returned after a fortnight that the males eventually left the rookery. The longest fasting periods recorded were 42 days for a male and 23 for a female, the averages from seven marked birds of each sex being at least 40 and 21 days (SLADEN, 1953). Another shorter fasting period was completed by each sex before the eggs hatched. Each sex therefore went through two fasting periods, the first longer than the second. Also, the male always took the first spell of incubation after egg laying (figure 2 A and B).

In the Chinstrap, either the male or the female continued alone after the eggs had been laid, and the fasting periods were shorter. This meant that the sex which departed to sea first had three, and the other two, fasting periods before egg-hatching (figure 2 C). Figure 2 also shows that the female Adelies departed within 24 hours of the last egg being laid, whereas the Chinstrap pair remained together at the nest for five days after.

Winter movements. – Once the Chinstraps had departed for the winter during April, they were not seen again until they returned to breed the following November. Adelies, however, were seen in small numbers throughout the winter months whenever gales broke up the sea-ice and brought open water with pack-ice near to the Island.

Chick mortality.–There was a fairly low egg mortality in both species, but the chick mortality, though low among the Chinstraps, was high among the Adelies.

Sea-ice conditions around Signy Island, 1950–1951.–The sea was frozen to the south as far as the eye could see until 7 November. Then within twenty-four hours the ice broke up and was blown to the south. Pack and brash, influenced by wind and tide, came back to Signy Island on several occasions during the next month, but thereafter none was seen again until the winter. It was, in fact, the most ice-free summer for many years.

Yearlings.–Immature plumage (or yearling) Adelies, recognizable by their white chins and throats, moult when about thirteen months old. The Chinstrap immature plumage (not previously described) is distinguishable from the adult by having a variable amount of mottled black or dark brown on the white feathers surrounding the eyes. Yearling Chinstraps were not seen early in the season, but moulted on land during February, a period when no pack-ice was seen anywhere near the South Orkneys. The yearling Adelies, however, live and moult among the pack-ice in these latitudes, and the only records of their being seen on land were related to the presence of pack-ice off-shore.

The Adelie, with its truly polar distribution, relative closeness to land in winter, earlier arrival after winter when the sea is still ice-bound, longer fasting periods, is specially adapted to a life which, when not actually fasting on land must surely be spent almost entirely among the pack-ice. I believe the chief reason for the difference in mortality among the Adelie and Chinstrap chicks during the ice-free season of 1950–51 was due to the different feeding habits of the parents; the Adelies swimming great distances to reach the pack-ice to collect food, and many deserting their chicks as a result; the Chinstraps collecting the same kind of food, but in open water nearer land. Further evidence must await the more detailed F.I.D.S. publication.

Other Aspects of Behaviour Illustrated in the Film

As explained in the introduction (page 229), motion pictures of wild animals can be of value in confirming field work and illustrating behaviour movements. Some evidence for the following, mostly controversial, points was shown.

Individual recognition.–By studying marked Adelies in 1948–49, and Chinstraps in 1950 to 1951, it was discovered that parents did not feed chicks indiscriminately when in the creche as supposed in previous literature, but found and fed their own. Only under exceptional circumstances did they feed strangers. The birds recognized each others' features, gait, movements and voice even in a crowded colony or creche of many hundreds (Sladen, 1953). The mutual display (see Sapin-Jaloustre, p. 234 above) seen so frequently between two of a pair and between parents and chicks at the nest, and later when a parent came back to feed its young in the creche, has an important function, for I believe the noise and movements confirm, as well as re-enforce, recognition. Evidence from a close study of these birds, supported by motion pictures is against any interpretation of the mutual display as being aggressive, or even an appeasement ceremony. It is best interpreted in normal Adelie and Chinstrap behaviour as a "greeting" ceremony or, at times, a "reassurance" ceremony.

Predation by the Skua.–The chief function of the Adelie and Chinstrap creches is pro-

tection against the Skua, *Stercorarius skua.* Adult penguins are not attacked. Chicks are attacked when separated from the creche, often being tugged away from it by their legs. An alert chick will stumble back and resist further aggression. Others who allow themselves to be repeatedly dragged out will soon be killed. So long as a chick puts up a bold front it will escape. There are, no doubt, others who are too weak or stupid to resist these attacks. The film showed a weak, starving Adelie chick separated from the creche but still ready to defend itself. This it did by facing its antagonist, and displayed threateningly with chest feathers puffed out and flippers ready for action. A lunge forwards made the Skua withdraw. Not until another Skua joined in and floored the weakling did it turn its back on them and rush to comparative safety in the creche. The tendency to weed out the weaklings or those which do not defend themselves properly, suggests that predation by the Skua, like that between the Falconidae and their prey (RUDEBECK, 1950 and 1951), is selective. The fact that it does not have unlimited supremacy over its prey might well be the most important factor in limiting the Skua populations which are so often associated with a penguin rookery.

Predation by the Leopard Seal.–LEVICK's (1915) and BAGSHAWE's (1938) descriptions of the method used by the Leopard Seal, *Hydrurga leptonyx* for "skinning" a penguin were illustrated, perhaps for the first time, in motion.

Landing in tempestuous seas.–Three times one particular Adelie was picked up by gigantic waves and hurled against a vertical piece of rock. When it eventually landed, it looked none the worse for its ordeal, and walked straight up to the rookery to feed its young. Dissections showed that there was no protective layer of blubber beneath the skin at this time of the season. LOWE (1933) draws attention to the fact that the penguin represents the only really true aquatic type in the class Aves, and has counted as many as 300 feathers in a 25 millimeter square of a Gentoo Penguin, *Pygoscelis papua.* It seems probable that these specialized feathers serve to protect the penguin under such conditions, for when slightly raised (plate 4) they present an impressive buffer more than half an inch in depth.

Departure of young.–The film showed the normal departure of young Adelies to sea at Signy Island, and confirmed the following field observations. (i) The "feeding chase" in which large chicks chase their parents for food served a threefold function in giving them confidence away from the creche and showing them the way down to the sea. Here they would watch parents and other adults departing before returning to their creche, or nest-sites, to await more food. (ii) They gathered in small parties on the shore when almost free from down. (iii) There were no preliminary swimming lessons with adults. (iv) Young departed quite independently of adults, but swam in the same direction.

Chinstrap young behaved differently, some certainly swimming before being deserted by their parents.

I am grateful to Dr. L. E. RICHDALE and Dr. D. LACK for kindly reading and commenting on this contribution, and to Dr. J. SAPIN-JALOUSTRE for translating the introduction and French summary.

RÉSUMÉ

Un film en couleurs, des diapositives et des enregistrements sonores illustrent des aspects variés du comportement de *Pygoscelis adeliae* et de *Pygoscelis antarctica.*

Quatre principaux facteurs sont discutés pour expliquer la diversité des comportements des Manchots d'une colonie: l'âge et l'expérience reproductrice, le succès ou l'échec dans la reproduction, l'habitude de «tenir compagnie», les variations individuelles.

Un grand nombre de marquages et de dissections furent pratiqués pour réaliser une étude valable de ces différences de comportement.

Quelques différences écologiques entre *Pygoscelis adeliae* et *P. antarctica* à Signy Island (South Orkneys) sont discutées. Ces deux espèces, étroitement apparentées, se reproduisent côte à côte en vastes colonies et ont la même nourriture: *Euphausia superba. Pygoscelis adeliae* reste relativement plus près de la côte en hiver, arrive sur les lieux de reproduction quand la mer est encore prise de glace un mois avant *P. antarctica,* présente des périodes de jeûne plus longues, niche dans des emplacements plus plats et plus exposés, habituellement les premiers à être libres de neige. L'auteur pense que *P. antarctica* cherche sa nourriture dans l'eau libre près de la côte, tandis que *P. adeliae* nage jusqu'au pack pour se nourrir.

Le fait que les parents trouvent et nourrissent leurs propres poussins dans les crèches, avec reconnaissance mutuelle par l'aspect, les mouvements et la voix, a été découvert en étudiant des Oiseaux marqués chez *P. adeliae* en 1948–1949 et chez *P. antarctica* en 1950–1951.

La meilleure interprétation de la parade mutuelle est la suivante: «cérémonie d'accueil», parfois, «cérémonie de confirmation», les mouvements et les sons associés servant à confirmer et à renforcer la reconnaissance, l'identification mutuelle des individus.

Stercorarius skua semble choisir comme proie des poussins affaiblis ou ne sachant pas se défendre. Un poussin, même hypotrophique, est sauvé s'il fait front hardiment.

La méthode employée par *Hydrurga leptonyx* pour dépouiller un Manchot, l'atterrissage de Manchots adultes en pleine tempête, le départ à la mer des jeunes *P. adeliae* indépendamment de leurs parents sont également illustrés par le film.

Le plumage des immatures chez *P. antarctica* est décrit pour la première fois.

IV

Observations écologiques sur le Manchot empereur *(Aptenodytes forsteri)*

JEAN PRÉVOST
Expéditions polaires françaises (Missions P.-E. VICTOR)

(Planches 5–6)

En 1950 le Docteur SAPIN-JALOUSTRE découvrait à Pointe-Géologie une colonie de Manchots empereurs *Aptenodytes forsteri*. Cette rookerie a pu être étudiée pendant une année par la Troisième Expédition antarctique française. Nous nous proposons dans cette note de résumer très schématiquement les principales observations que nous avons pu faire au cours de l'année 1952.

Arrivée et formation des couples

L'arrivée à la colonie. C'est le 10 mars que nous avons observé les 2 premiers arrivants à la colonie. Ceux-ci sont très gras; ainsi un mâle tué le 18 avril, et dont le poids total était de 35 kg, avait 9 kg de graisse de réserve. Les arrivées s'échelonnèrent sur une période de 40 jours environ, la direction suivie par les nouveaux arrivants étant à peu près constante. Dès leur arrivée, les nouveaux venus se joignaient aux groupes déjà formés sur l'emplacement de la colonie.

Recherche du partenaire. La plupart des arrivants se comportent d'une façon toujours identique. A quelques mètres de la colonie la file se disloque et chaque Oiseau poursuit isolément sa route. Le nouveau venu dresse la tête puis la frotte sur la partie supérieure de l'aileron à droite et à gauche; il chante alors, la tête inclinée, le cou en anneau de crosse. Il recommence ainsi plusieurs fois tout en se déplaçant à travers les groupes. Mâles et femelles ont un comportement analogue, le dimorphisme vocal étant, nous a-t-il semblé, le principal critère de reconnaissance des sexes.

Dès que deux individus de sexe opposé se rencontrent, ils s'approchent, puis restent face à face immobiles, cambrés sur leurs pattes, le cou gonflé; quelques chants entrecoupent cette immobilité quasi totale. Les couples ne sont cependant pas formés toujours dès les premières rencontres; les partenaires peuvent ultérieurement se séparer et recommencer d'autres «face à face» mutuels avec d'autres individus. Le couple une fois formé définitivement, mâle et femelle se déplacent constamment ensemble (planche 5).

La formation des couples n'est cependant pas toujours aussi simple. A cette période, en effet, de nombreux trios sont observés dans la colonie. Ceux-ci sont toujours formés, comme l'ont montré nos dissections de deux femelles et d'un mâle.



Aptenodytes forsteri. – Couples et «trios» peu de temps avant la ponte, 24 avril 1952.

(*Photo Jean Prévost*) (*Cliché Expéditions Polaires Françaises*)



Aptenodytes forsteri. – Un aspect de la rookerie de Pointe-Géologie, le 15 décembre 1952.

(Photo Jean Prévost) *(Cliché Expéditions Polaires Françaises)*

Le chant. Le véritable chant du Manchot empereur est très différent du «coup de trompette» décrit par Wilson, simple appel émis sur une seule note gutturale et prolongée, la tête dressée. Le chant au contraire est émis la tête inclinée et le cou en anneau de crosse. Chaque sexe parait avoir une émission vocale caractéristique: le chant mâle est plus grave que le chant femelle, et sa vitesse d'émission est beaucoup plus faible.

Copulation. La période qui précède l'accouplement est marquée par l'inactivité presque complète des Oiseaux en couple, qui stationnent côte à côte durant le jour et participent à la formation des «tortues» dès le coucher du soleil. Quelques «face-à-face mutuels» entrecoupent leurs longues stations.

La copulation a lieu le jour, en général en dehors des groupes, mais elle ne laisse pas indifférents les mâles voisins, parfois déjà accouplés, qui peuvent alors chercher à s'imposer à la femelle copulante.

Après des manifestations vocales nombreuses des deux partenaires, la femelle s'étend sur le sol, le mâle grimpe avec difficulté sur son dos et la féconde. La première copulation fut observée le 10 avril, alors que la première ponte le fut le 5 mai.

La ponte et l'incubation

La ponte et départ des femelles. La ponte a lieu la nuit et le couple porteur d'œuf se signale par son intense activité vocale. La femelle confie l'œuf à son partenaire 6 à 12 heures après la ponte et quitte peu après la colonie pour se diriger vers la mer libre. Le départ presque immédiat des femelles permet d'affirmer qu'il n'existe pas de ponte de remplacement.

L'incubation. Les «tortues»[1] sont les groupements classiques de la période d'incubation. Elles occupent alors les emplacements les plus ventilés, alors qu'apparaissent les premiers grands blizzards de l'hiver. La position de l'œuf, sur les pattes du couveur, limite fortement les déplacements de celui-ci; elle n'est pas sans dangers, également, pour l'œuf lui-même. Nous avons par exemple noté 138 œufs échappés et brisés sur 265 perdus pendant l'incubation. L'œuf est pratiquement couvé par le mâle qui reste seul jusqu'au retour de sa partenaire.

Les dimensions des œufs sont en moyenne de $12{,}4 \times 8$ cm, le poids moyen étant de 460 g. La durée de l'incubation vérifiée sur 18 individus bagués est de 62 à 64 jours; l'éclosion dure de 24 à 48 heures. La température moyenne de l'œuf incubé est de 30,8° C.

Retour des femelles et éclosion. Les premiers retours de femelles furent observés à partir du 30 juin, alors que la première éclosion eut lieu le 4 juillet. Cette éclosion, d'une durée moyenne de 48 heures, a toujours lieu à l'abri du repli incubateur. Le jeune poussin, très fragile, est recouvert d'un duvet fin très clairsemé, ne lui assurant aucune protection. C'est à cette période d'éclosion que s'observent d'importantes modifications dans le comportement des adultes non couveurs des 2 sexes. Ces Oiseaux passifs deviennent curieux et batailleurs, et se livrent à de nombreuses «mêlées de rugby» pour s'emparer des jeunes poussins. Ce comportement s'atténuera et disparaîtra lors de l'émancipation des jeunes.

---

[1] Les termes «tortues» et «huddle» employés respectivement par J. Cendron et B. Stonehouse sont synonymes.

Une femelle de retour à la colonie retrouve son partenaire après un temps plus ou moins long (1 à 3 heures comme le montrent 5 observations d'individus bagués). Le couple est ainsi reconstitué, du moins temporairement. Plusieurs observations de sujets marqués nous ont montré que la femelle retrouvait (probablement grâce à des signes de reconnaissance sonores) son mâle, même si celui-ci avait été, entre temps, mis en parc d'observation et isolé de la colonie (cas de notre mâle n° 3). Les mâles relevés quittent alors la colonie pour aller se nourrir à la lisière du pack. Ils sont alors maigres, ternes,

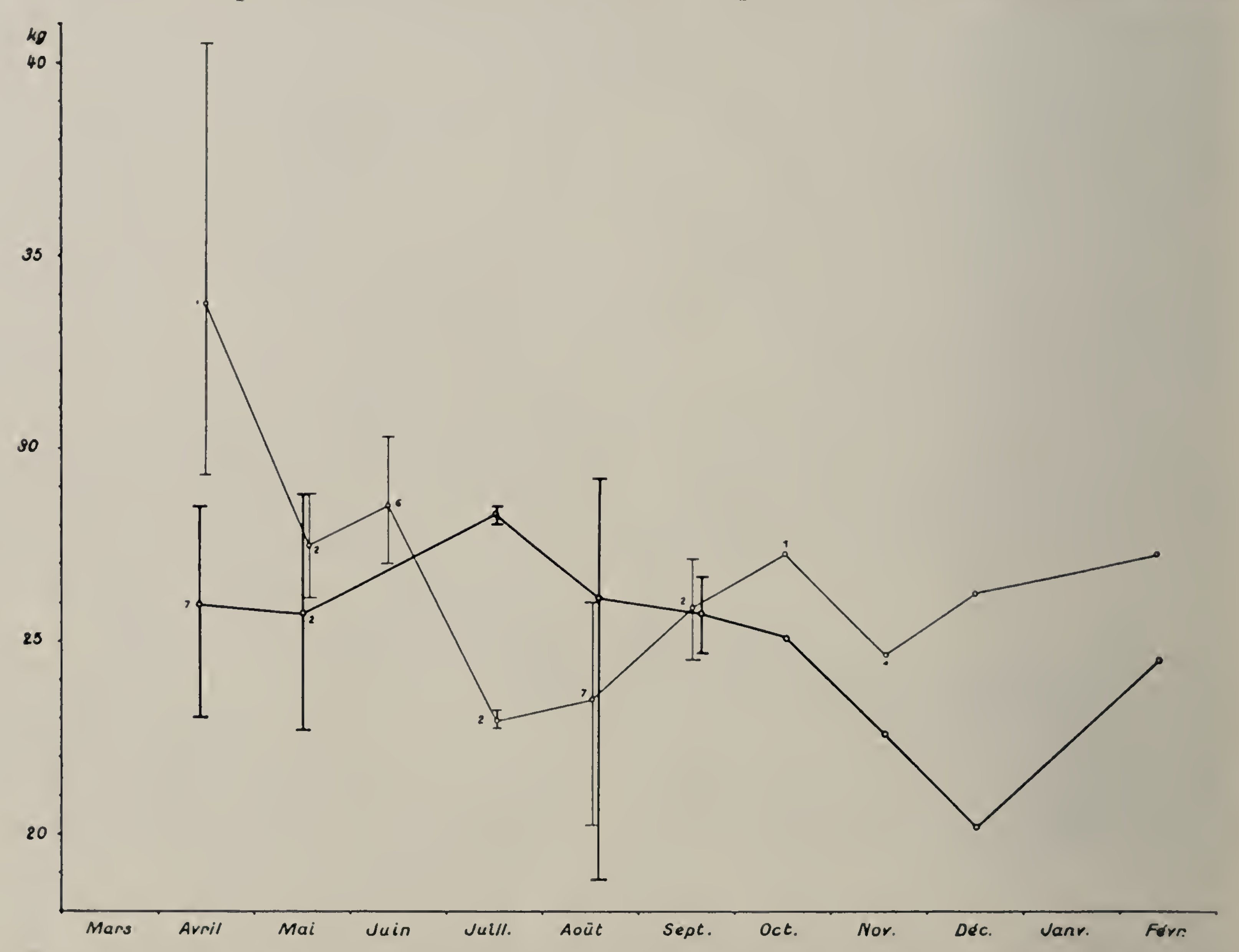


Figure 1. Variations du poids des mâles (courbe du haut), et des femelles (courbe du bas) au cours de l'année.

ce qui contraste avec l'embompoint et la livrée brillante de leurs partenaires. Ils ont perdu depuis leur arrivée 11 kg en moyenne (figure 1). L'absence des mâles dure de 21 à 30 jours.

Croissance et élevage des jeunes

La femelle, de retour de l'eau libre, nourrit son poussin nouvellement éclos, avec de la nourriture régurgitée. Ceci peut durer pendant 20 à 25 jours! Si le mâle n'a pas été relevé par sa partenaire, il nourrit le poussin à son éclosion avec un liquide glaireux (secrétion stomacale?) auquel il ajoute de petits galets[1]. A l'âge de 35 à 45 jours s'observent les

[1] Déjà mentionné par STONEHOUSE, 1953, p. 29.

premières sorties des jeunes hors des «replis incubateurs». Ces premières promenades sont alors très courtes et le poussin est repris par le parent après 5 à 15 minutes. Quelques jours plus tard l'émancipation sera totale et les 2 parents pourront ainsi s'absenter simultanément de la colonie, laissant le jeune poussin seul. Dès lors les jeunes Empereurs se groupent en tortues comme les adultes pour résister aux rigueurs de l'hiver antarctique.

Le jeune poussin est donc nourri exclusivement par la femelle jusqu'à l'âge de 20 à 25 jours parfois, et ensuite par le mâle de retour de l'eau libre. Les 2 parents prendront simultanément part à son nourrissage dès l'âge de 35 à 45 jours, quand le poussin pourra rester seul en crèche et que l'eau libre sera plus proche.

Les poussins sont groupés en crèches, d'autant moins nombreuses que le temps est plus mauvais. Aucun gardiennage des crèches par des adultes n'a été observé. Par contre les parents continuent à nourrir leur poussin à la crèche pendant un temps assez long. La reconnaissance de leur poussin par des adultes couveurs a été observée chez nos sujets bagués jusqu'à la fin du mois d'août.

La croissance du jeune Manchot se ressent de l'irrégularité des nourrissages. Les poussins sous-alimentés meurent en grand nombre lors des blizzards les plus violents. Pesant 350 g en moyenne à sa naissance, le poussin atteint près de 15 kg au mois de décembre (planche 6). C'est alors qu'il quitte son duvet pour le plumage juvénile et regagne la mer où il effectuera un séjour d'un an avant de revenir à la colonie.

Le 28 novembre 1952 nous avons noté à la rookerie la présence d'un immature de deuxième année, Oiseau caractérisé par l'absence d'ornements orangés et la présence d'une plaque de plumes blanches sur le menton. Le 13 décembre suivant, près de 200 immatures étaient présents, la plupart d'entre eux en début de mue.

Le 25 décembre le dénombrement de la totalité de poussins présents à la colonie nous permit d'estimer indirectement le nombre d'adultes présents en 1952 à Pointe-Géologie à 12500 ou 13000; 6200 seulement étaient présents lors de l'incubation.

SUMMARY

The Emperor Penguins, *Aptenodytes forsteri*, arrive at the rookery in March. Immediately, they begin the search for their mate by uttering cries. The vocal differences are very perceptible. After several mutual "face to face", the couple is formed and will last until one month after the incubation.

The egg is laid in May. Its weight is about a pound. After laying, the females leave the colony to go and feed in open water. The males take care of the incubation which lasts 62 or 63 days. The females come back to the colony in July and take the place of the males whose turn it is to go to the open water.

The chicks are fed by stomachal regurgitation. The youngsters grow quickly. In December, just before they leave the colony, their weight is 15 kg.

Evidence from marked birds showed that, contrary to previous literature, the female found her own mate when she returned after egg-hatching, and also that the parents fed their own chicks during the creche stage.

In 1952, the colony of Pointe-Géologie included 12,500 to 13,000 adults, but only 6,200 remained during the incubation.

V

Sur le cycle reproducteur de quelques Oiseaux antarctiques

Jean Prévost et François Bourlière

Expéditions polaires françaises (Missions P.-E. Victor)

Le matériel récolté au cours des Expéditions antarctiques françaises de ces dernières années a permis de préciser le cycle reproducteur des différents Oiseaux nicheurs du secteur français de l'Antarctique.

Chez les Manchots (Sphéniscidés) les deux seules espèces nidificatrices de la côte de Terre Adélie ont des cycles très différents. Le Manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) se reproduit pendant l'automne antarctique et élève ses poussins au cœur de l'hiver, alors que le Manchot Adélie (*Pygoscelis adeliae*) arrive sur ses lieux de nidification en fin octobre, et pond ses premiers œufs à partir du 13 novembre, c'est-à-dire en fin de printemps.

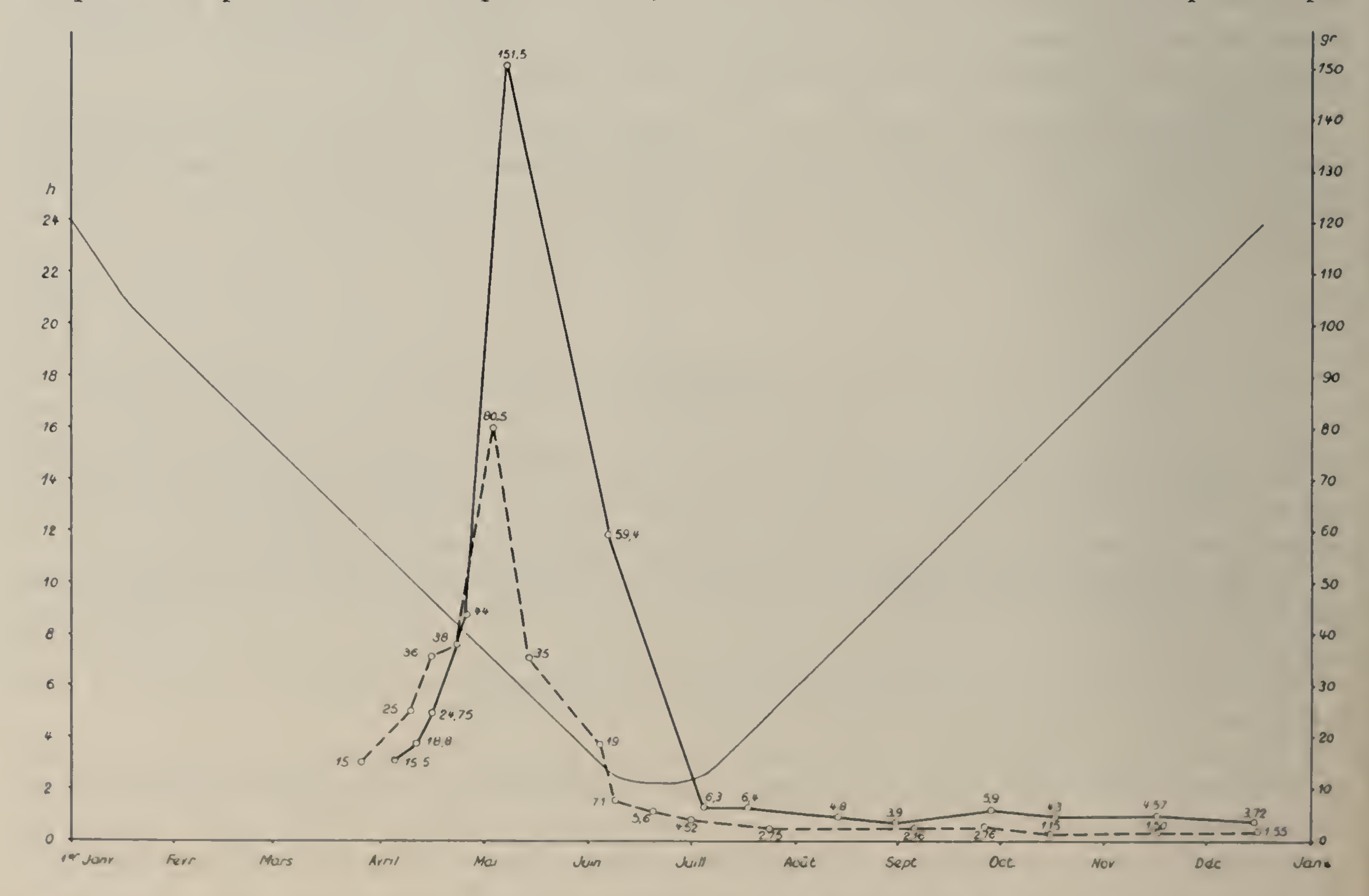
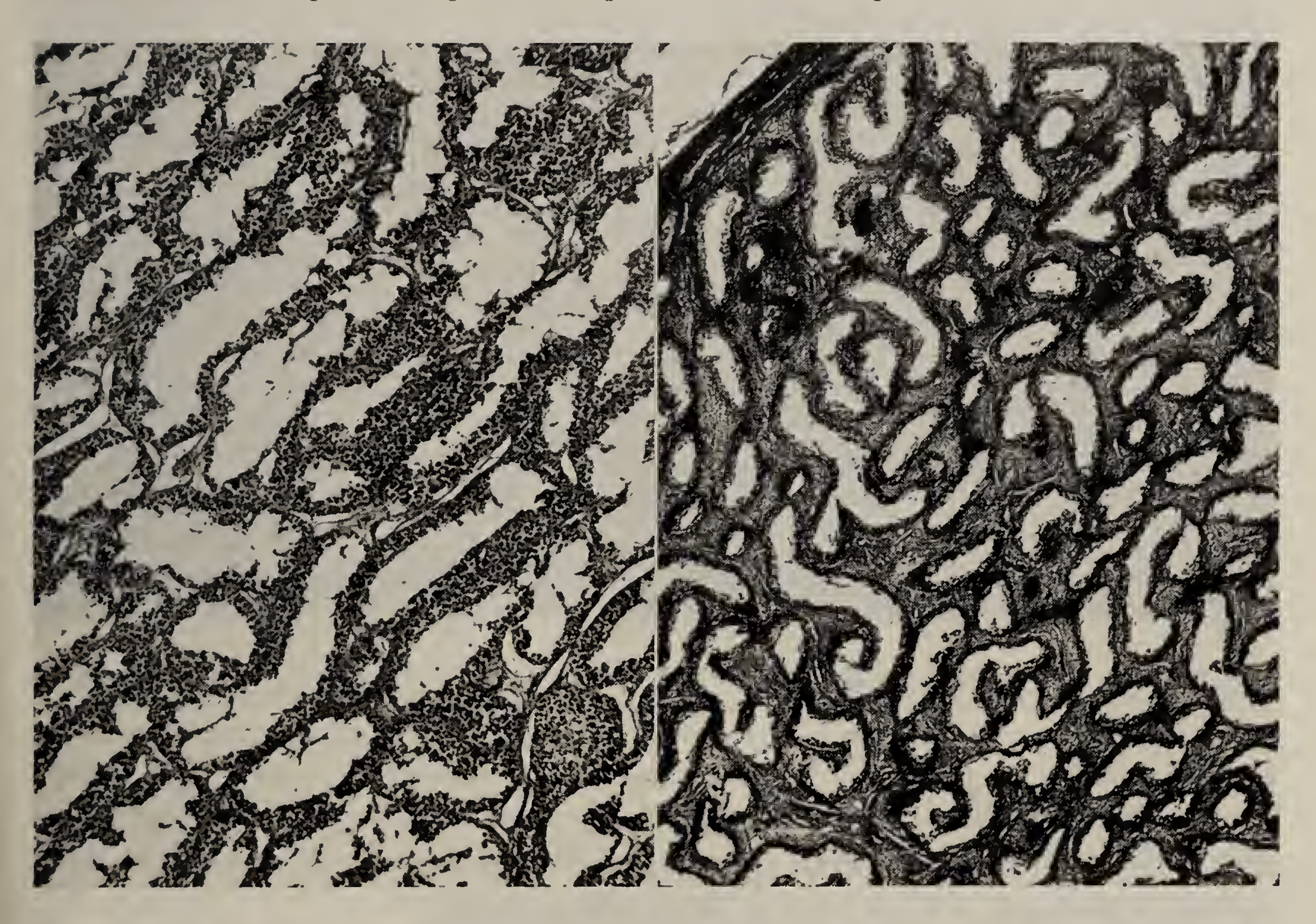


Figure 1. Evolution pondérale des testicules (trait brisé) et des ovaires (trait plein) tout au cours de l'année chez l'*Aptenodytes forsteri*. On voit que les poids maximums des gonades sont atteints à la fin de la période de décroissance de la durée des jours (trait plein du haut).

La graphique ci-avant (figure 1) résume l'évolution pondérale des testicules et des ovaires des *Aptenodytes forsteri* de la colonie de Pointe-Géologie pendant l'année 1952. On voit que dans les deux sexes les gonades atteignent leur développement maximum juste avant le solstice d'hiver. Chez le Manchot Adélie, au contraire, les testicules présentent leur plus grand développement au début de novembre un peu avant le solstice d'été et involuent rapidement par la suite pour atteindre leur poids minimum en décembre



Figures 2 et 3. Aspect histologique d'un testicule d'adulte, (2) le 9 avril 1952, veille du premier accouplement observé, et (3) le 1er juillet 1952, 4 jours avant la première éclosion observé. Même grossissement pour les deux figures.

et janvier. Les figures 2 et 3 donnent une bonne idée de l'ampleur des modifications histologiques subies par le testicule d'*Aptenodytes forsteri* au cours du cycle annuel: de mars à mai les tubes séminifères sont volumineux et sont le siège d'une activité spermatogénétique intense, les spermatozoïdes n'étant toutefois présents dans la lumière des tubes que du 20 avril au 17 juin. A partir de cette date, les tubes séminifères diminuent considérablement de volume alors que le tissu interstitiel se développe beaucoup; dans ce dernier cependant les fibrilles conjonctives prédominent nettement sur les cellules de Leydig. L'activité préspermatogénétique reprend dès la fin septembre.

Les autres glandes endocrines du Manchot empereur semblent présenter également un cycle annuel très net: Chez les mâles (26 spécimens) la glande thyroïde est peu active dans la période qui s'étend de l'arrivée à la colonie (10 mars) au premier accouplement (10 avril), les vésicules colloïdes sont énormes, bourrées de substance colloïde et l'épithélium est

Figures 4 et 5. Aspect histologique de la thyroïde d'un mâle adulte, (4) le 20 avril, (5) le 14 octobre. Même grossissement pour les deux figures.

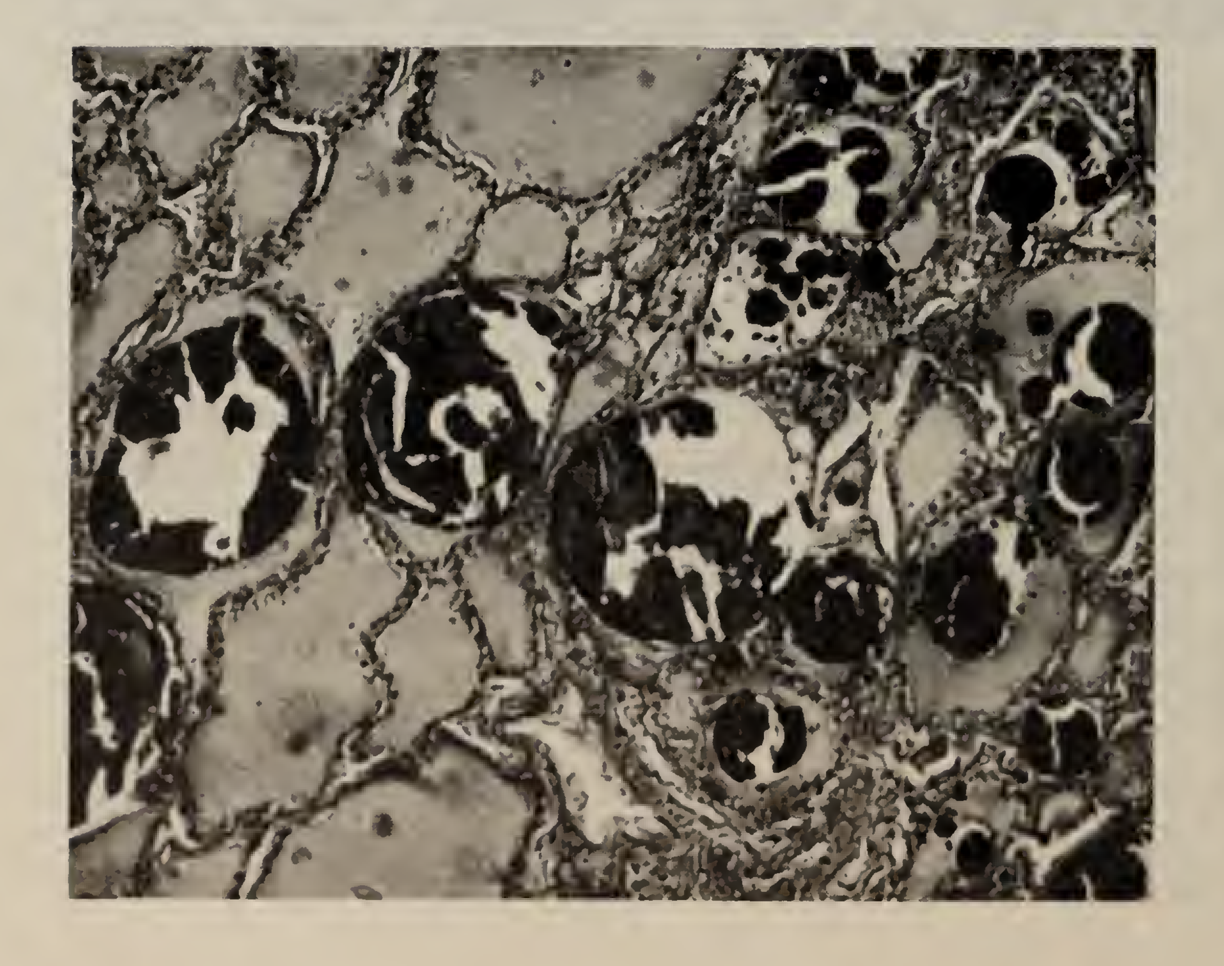


Figure 6. Aspect des inclusions calcaires (?) de la glande thyroïde à leur maximum de développement. Même grossissement que pour les figures 4 et 5.

aplati (figure 4). Par la suite, la glande devient graduellement plus active et à partir de la ponte du premier œuf (5 mai) l'activité thyroïdienne augmente; les vésicules sont petites et bordées de cellules hautes et bien visibles. De semblables images (figure 5) se retrouvent pendant toute l'incubation et la période d'élevage des jeunes. Le maximum d'activité thyroïdienne ne semble pas cependant correspondre à la période de jeûne prolongé des mâles pendant les grands froids de l'hiver, mais à la période de mue estivale (décembre). Deux mâles capturés le 21 février, donc avant l'arrivée sur les lieux de reproduction, avaient également des thyroïdes très actives. Chez les femelles (25 spécimens étudiés) le cycle est tout à fait comparable. Mentionnons la grande fréquence d'inclusions calcaires (?) dans la substance colloïde des glandes thyroïdes – en mai et juin en particulier – des *Aptenodytes forsteri* étudiés; ces inclusions sont généralement de petite taille (figure 6), mais peuvent parfois envahir la presque totalité d'une vésicule (figure 7).

Les autres Oiseaux nidificateurs de la région de Pointe-Géologie se sont reproduits en 1952-1953 aux dates suivantes:

	Premières arrivées constatées	Premiers œufs constatés
Ossifraga gigantea	août	23 octobre
Pagodroma nivea	septembre	5 décembre
Fulmarus glacialoides	14 octobre	6 décembre
Daption capensis	15 octobre	26 novembre
Catharacta skua	15 octobre	15 novembre
Oceanites oceanicus	3 novembre	1er janvier

Sur les 8 espèces nichant à Pointe-Géologie, sept se reproduisent donc pendant le printemps et l'été antarctiques (périodes où la capture des animaux marins est facile pour les Oiseaux) et une seule (*Aptenodytes forsteri*) pendant l'automne et l'hiver. Remarquons que les *Aptenodytes* ont, par rapport aux autres Manchots, une période d'élevage et de croissance des poussins très longue (la première mue des poussins ne survenant qu'à 6 mois chez *A. forsteri*, et à 10 mois chez *A. patagonica*). Si l'éclosion des jeunes Empereurs avait lieu, comme chez l'*Aptenodytes patagonica*, en janvier ou février, ils se trouveraient exiger de leurs parents des quantités quotidiennes de nourriture de plus en plus grandes à une époque (mai à juillet) où la limite du pack s'éloigne de jour en jour de la côte; le ravitaillement parental deviendrait ainsi de plus en plus difficile. La ponte au début de l'hiver apparaît ainsi, chez le Manchot empereur, comme le seul moyen permettant un élevage satisfaisant des poussins. Remarquons en passant que l'*Aptenodytes patagonica* fait preuve d'une remarquable tendance à échelonner ses pontes sur près de la moitié de l'année, d'octobre à mars (Murphy, 1936, p. 347). Cette plasticité des périodes de ponte a probablement aidé à l'établissement des *Aptenodytes* sur le continent antarctique.

Chez les Oiseaux côtiers de l'Antarctique des facteurs écologiques simples, comme la variation annuelle de la durée de l'éclairement journalier ou celle de la température de l'air, semblent donc incapables de rendre compte à eux seuls du déterminisme des périodes de reproduction. Deux Oiseaux d'une même famille, comme l'*Aptenodytes forsteri* et le *Pygoscelis adeliae*, peuvent avoir des cycles complètement opposés, bien que se reproduisant dans des localités voisines. Le rythme interne inné et particulier à chaque espèce, paraît donc prendre le pas ici sur les facteurs externes. Remarquons cependant que la reproduc-

tion se fait toujours *à l'époque la plus favorable pour la nourriture des jeunes en fin de croissance*, même quand cela impose aux adultes de commencer leurs activités nuptiales à des dates qui nous semblent hors saison.

Il est d'ailleurs à remarquer que d'une localité à l'autre les dates de ponte et d'éclosion peuvent varier considérablement chez certains Oiseaux de mer particulièrement bien adaptés à leur milieu. Outre l'exemple de l'*Aptenodytes patagonica* déjà cité, mentionnons le Pétrel géant *Ossifraga gigantea* qui pond à la fin août aux îles Kerguelen et en fin octobre seulement en Terre Adélie.

De plus, les très soigneuses recherches faites en 1951 par PATRICE PAULIAN[1] aux îles Kerguelen nous montrent que dans cet archipel subantarctique où la température de surface de la mer reste pratiquement constante et où la nourriture marine est toujours abondante, les dates de ponte des différents Oiseaux se répartissent à peu près également tout au cours de l'année: Seconde quinzaine d'août, *Ossifraga gigantea* et *Pygoscelis papua;* septembre, *Pterodroma brevirostris;* octobre et novembre, *Catharacta skua;* fin octobre et novembre, *Halobaena caerulea;* novembre, *Pelecanoides georgicus*, *Sterna virgata* et *Phoebetria palpebrata;* seconde quinzaine de novembre et début décembre, *Pelecanoides georgicus* et *Larus dominicanus;* fin novembre et décembre, *Eudyptes cristatus*, *Procellaria aequinoctialis*, *Pachyptila desolata*, *Anas eatoni*, *Phalacrocorax verrucosus;* décembre et début janvier, *Pterodroma lessoni;* seconde quinzaine de décembre et janvier, *Diomedea exulans;* janvier, *Sterna vittata* et *Chionarchus minor;* fin mai et juin (donc au début de l'hiver), *Pterodroma macroptera* et *Adamastor cinereus.*

Le facteur alimentaire nous paraît donc avoir, dans les eaux antarctiques, un rôle encore plus grand que sous des latitudes plus chaudes.

SUMMARY

On the coast of Adelie Land live two kinds of Spheniscidae with very different cycles. The Emperor Penguins, *Aptenodytes forsteri*, breed during the antarctic autumn, while the Adelie Penguins, *Pygoscelis adeliae*, arrive at their nesting place at the end of October and start laying the first eggs on November 13th, at the end of spring.

In the *Aptenodytes forsteri* of both sexes, the gonads reach their biggest development before the winter solstice. The histological modifications suffered by the testicle confirm entirely these ponderal data. Moreover, the other endocrine glands seem also to present a plain yearly cycle.

On the contrary, in the Adelie Penguins, the testicles reach their biggest development before the summer solstice, at the beginning of November.

Among the eight kinds of birds living at Pointe-Géologie, only the *Aptenodytes forsteri* breed during winter.

Therefore, two birds of the same family can have opposite cycles, though breeding in the same place. However, we must observe that the breeding always takes place in the period which is the best for feeding the youngsters at the end of their growth.

Thus the alimentary conditions seem still more important in the Antarctic than in warmer latitudes.

[1] P. PAULIAN (1953): Mem. Inst. Sci. Madagascar [A] *8:* 111–234, 30 pl.

BIBLIOGRAPHY

Andrew, J. D., and Roberts, J. M. (1952): *The Pairing of Adelie Penguins.* Ibis *94:* 540.

Bagshawe, T. W. (1938): *Notes on the Habits of the Gentoo and Ringed or Antarctic Penguins.* Trans. zool. Soc. London *24:* 185–306.

Bourlière, F., and Prévost, J. (1953): *Le cycle sexuel paradoxal de l'Aptenodytes forsteri.* C. r. Soc. Biol. *147:* 1893.

Cendron, J. (1952): *Une visite hivernale à une rookerie de Manchots empereurs.* La Terre et la Vie *2:* 101–108.

– (1953): *La mue du Manchot Adélie.* Alauda *21:* 77–84.

Gain, L. (1913): *La Vie et les mœurs du Pingouin Adélie.* 9e Congr. int. Zool. (Monaco): 501–521.

– (1914): *Oiseaux Antarctiques.* Deuxième Expédition antarctique française 1908–1910, vol. 2: 5–46.

Jouanin, C., and Prévost, J. (1953): *Captures de Manchots inattendus en Terre Adélie et considérations systématiques sur Eudyptes chrysolophus schlegeli.* L'Oiseau et R.F.O. *23:* 281–287.

Levick, G. M. (1914): *Antarctic Penguins.* London.

– (1915): *Natural History of the Adelie Penguin.* British Antarctic (Terra Nova) Expedition, 1910. Zoology *1:* 55–84.

Lowe, P. R. (1933): *On the Primitive Characters of the Penguins and their Bearing on the Phylogeny of Birds.* Proc. zool. Soc. London, part 2: 483–538.

Murphy, R. C. (1936): *Oceanic Birds of South America.* Amer. Mus. nat. Hist. New York.

Paulian, P. (1953): *Pinnipèdes, Cétacés, Oiseaux des îles Kerguelen et Amsterdam.* Mém. Inst. Sci. Madagascar [A] *8:* 111–234.

Prévost, J. (1953): *Formation des couples, ponte et incubation chez le Manchot empereur.* Alauda *21:* 141–156.

– (1953): *Notes sur la reproduction du Fulmar Antarctique, Fulmarus glacialoides.* Alauda *21:* 157–164.

– (1953): *Notes sur l'écologie des pétrels de Terre Adélie.* Alauda *21:* 205–222.

Richdale, L. E. (1945): *Courtship and Allied Behaviour in Penguins.* Emu *44:* 305.

– (1951): *Sexual Behaviour in Penguins.* Univ. Kansas Press.

Roberts, B. (1940): *The Breeding Behaviour of Penguins with Special Reference to Pygoscelis papua.* British Graham Land Expedition, 1934–1937, vol. 1: 195–254.

Roberts, B., and Sladen, W. J. L. (1952): *Preliminary Note on Bird Ringing by Falkland Islands Dependencies Survey, 1945–1951.* Ibis *94:* 538.

Rudebeck, G. (1950–1951): *The Choice of Prey and Modes of Hunting of Predatory Birds with Special Reference to their Selective Effect.* Oikos *2:* 65–88; *3:* 200–231.

Sapin-Jaloustre, J. (1952): *Découverte et description de la rookerie de Manchots empereurs de Pointe-Géologie.* L'Oiseau et R.F.O. *22:* 143–184, 225–260.

– (1953): *L'établissement de la thermo-régulation chez le poussin du Manchot Adélie, Pygoscelis adeliae.* C. r. Acad. Sci. Paris *237:* 1443–1445.

Sapin-Jaloustre, J., and Bourlière, F. (1951): *Incubation et développement du poussin chez le Manchot Adélie, Pygoscelis adeliae.* Alauda *19:* 65–83.

– (1952): *Parades et attitudes caractéristiques du Pygoscelis adeliae.* Alauda *20:* 39–54.

Sapin-Jaloustre, J., and Cendron, J. (1953): *Une technique de dénombrement et d'étude d'une rookerie de Manchots Adélie par la photographie systématique.* La Terre et la Vie *100:* 3–27.

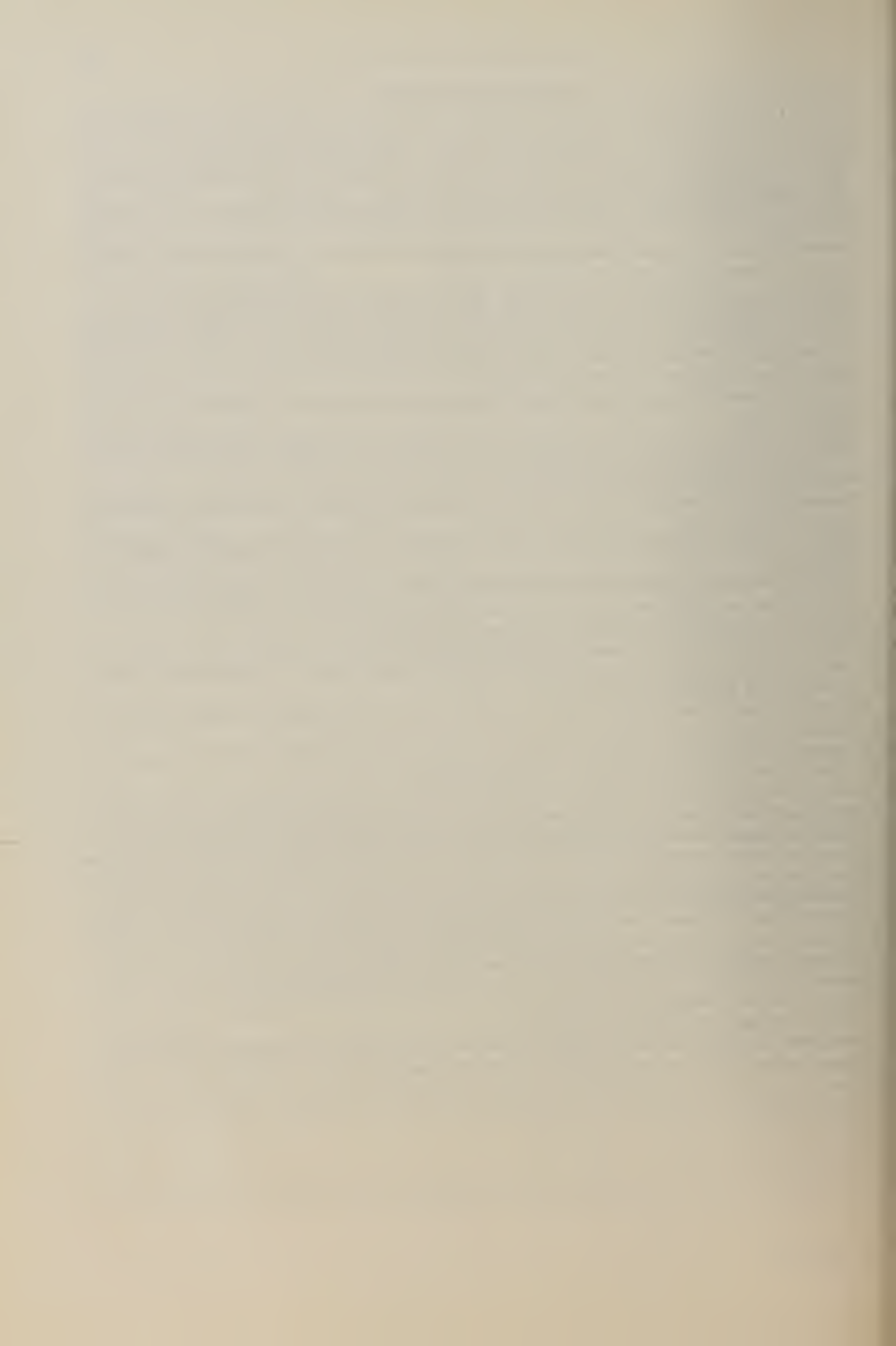
Sladen, W. J. L. (1952): *Notes on Methods of Marking Penguins.* Ibis *94:* 541.

– (1953): *The Adelie Penguin.* Nature *171:* 952.

– (1954): *Penguins in the Wild and in Captivity.* Avicult. Mag. *60:* 132.

Stonehouse, B. (1953): *The Emperor Penguin, Aptenodytes forsteri* Gray. I. *Breeding Behaviour and Development.* Falkland Islands Dependencies Survey Scientific Reports, No. 6.

Wilson, E. A. (1907): *Aves.* British Nat. Antarctic Expedition, 1901–1904, vol. 2, Zoology.



V.

MORPHOLOGY AND PALAEONTOLOGY

MORPHOLOGIE UND PALÄONTOLOGIE

MORPHOLOGIE ET PALÉONTOLOGIE

The Wings of *Teratornis merriami*

CHARLES H. BLAKE
Lincoln, Mass., U.S.A.

From the work of POOLE (1938) and some studies of my own it seems clear that the wing dimensions of related birds are not linearly related to their weights. If we have only a skeleton differing much in size from similar living birds, as is the case with *Teratornis merriami* Miller, it is proper to inquire on what basis we can clothe the wings with feathers. We need estimates of the weight and of certain design quantities used by aeronautical engineers, namely, the wing loading, span loading, and aspect ratio.

FISHER'S (1945, 1946) papers and my personal observations give us considerable help. In the earlier paper FISHER concludes that *Teratornis* had a weight of about 50 pounds

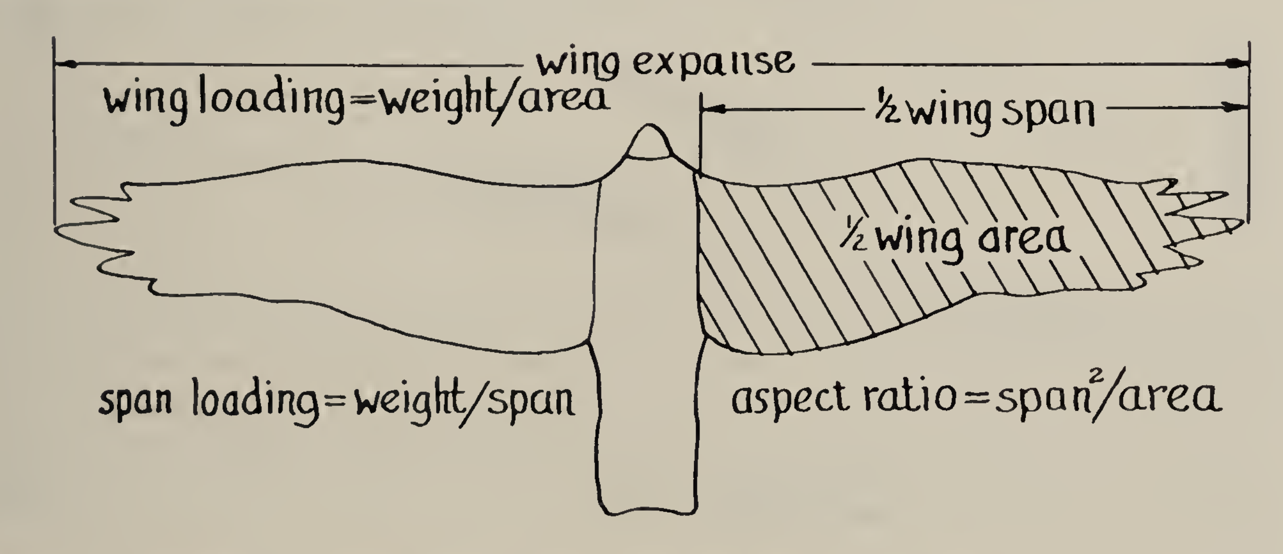


Figure 1. – Diagram of measurements used and expressions for loadings and aspect ratio.

or about twice that of *Gymnogyps californianus*. This estimate can be derived with a good deal of certainty from the bony dimensions of the trunk. For the remaining quantities the estimates are on a less secure footing.

The small amount of comparative data at hand indicate that related birds have similar aspect ratios. These are the ratios between the extended wing lengths and the average widths of the wings (Figure 1). For the small cathartid vultures, *Cathartes aura* and *Coragyps atratus* it varies from about 4·8 to 6·0 and cannot be much different for *Vultur* and *Gymnogyps*. Any figure in the range given would be reasonable for *Teratornis* and would permit either flapping or gliding flight within moderate limits.

For most groups of birds the wing loading (weight in pounds per square foot of wing surface) increases with weight but no rule relating weight and loading is known. Let us assume that the relation is linear within the Cathartidae and Teratornithidae. The figure is about 1·1 for the smallest species and 2·0 for *Gymnogyps*. Hence it appears to be close

to 3·0 for *Teratornis* (Figure 2). This value is exceeded for some large birds, *Cygnus* and *Branta*, with mainly flapping flight. Increase of wing loading makes take-off and landing more difficult but has little effect on sustained flight at constant speed, except to enhance stability.

By a similar assumption we may set the span loading (pounds per foot of span) at 5·5 for *Teratornis*. This may be rather high but its main effect will be to reduce manœuverability.

From the wing loading and the weight we obtain an estimated wing area of 16·7 square feet. From the span loading we find a span of 9·1 feet. The corresponding aspect ratio is 5·3.

There is another approach. The longest primary I have been able to find on an existing bird is a next to outer one from a female of *Gypaëtus barbatus grandis*. This feather is two

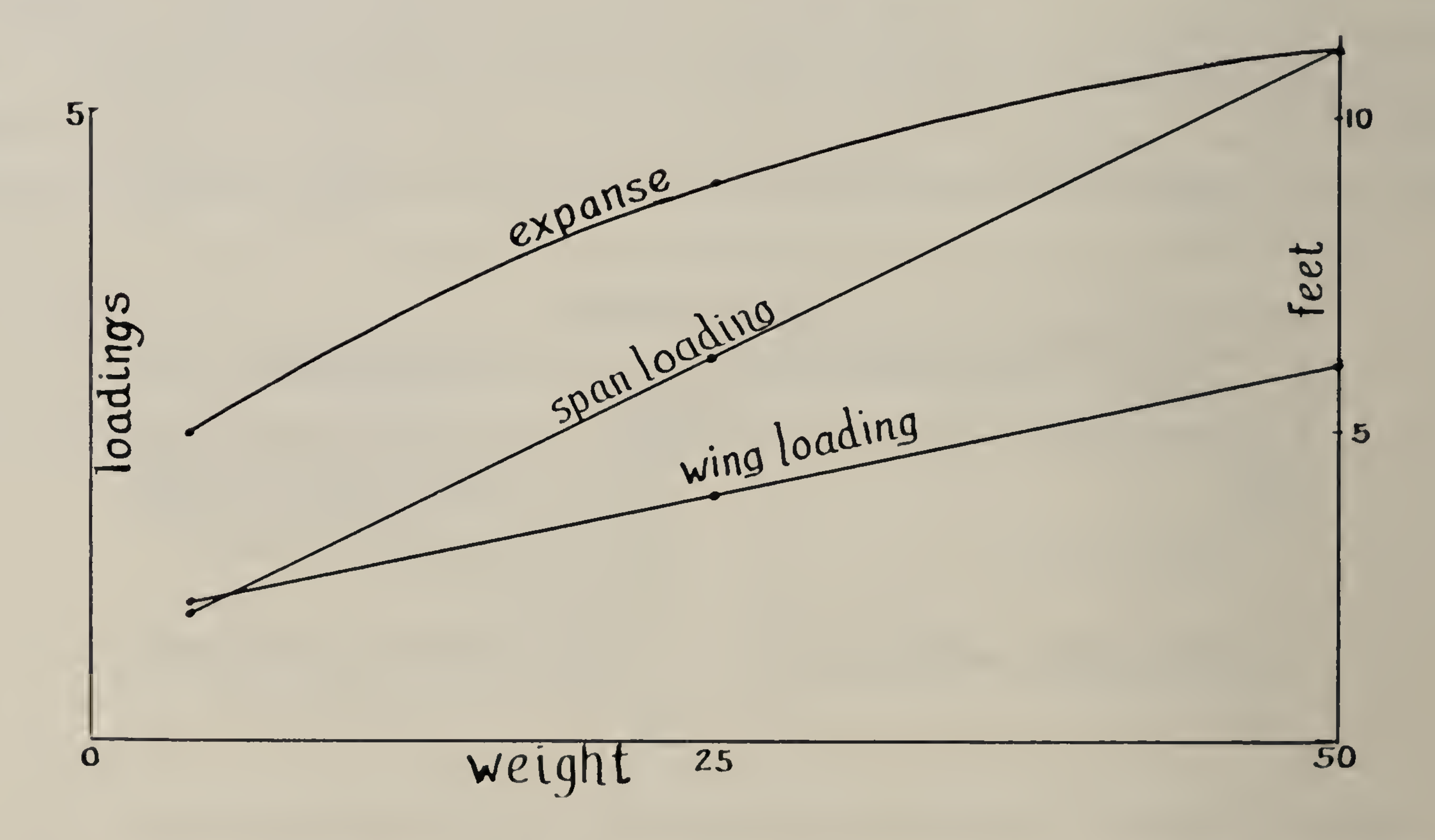


Figure 2.–Relations of wing loading, span loading, and wing expanse in *Cathartes* (left end), *Gymnogyps* (center), and *Teratornis* (right end).

feet three inches long. We may assume that the longest primaries of *Teratornis* were not greatly longer than this, say 2·5 feet, and combine this with an estimate of the extended length of the wing. This extended length must take into consideration that the angle between humerus and radioulna is unlikely to be more than about 105°. I estimate that the length of the skeletal portion projecting beyond the body is 2·6 feet from which 0·25 feet is subtracted for the distance back of the tip at which the given primary is inserted. Adding the 2·5 foot long primary and doubling we get a span of 9·7 feet. For this span the aspect ratio is 5·6. I hope it is more than coincidental that these two largely independent methods yield essentially the same result. The span loading from the second estimate is 5·2 which is independent of the previous figure given for the span loading.

At this point only two major questions are unanswered. First, is the original extra-

polation to the wing loading correct? To this there is no answer. Second, what may be said about the flight of *Teratornis*?

Fisher (1945) says that such features as the proximal enlargement of the humerus suggest flapping flight and that the implied myology points to strong, slow flapping of rather limited amplitude. With this I agree. The figures deduced above lead to the conclusion that *Teratornis* was less adapted to soaring than are the cathartids. It would have had a somewhat higher stalling speed and have needed more power for acceleration.

The relative weakness of the terminal wing bones suggests to Fisher that *Teratornis* had either rather short primaries and distal secondaries or a more pointed wing than that of cathartids. If the span were only 9·1 feet then the longest primary would only need to be 2·2 feet long. While this is absolutely a long feather, the ratio of its length to the span is the same as we find for the longest primaries of *Gymnogyps* and *Vultur*.

Finally, Fisher's discussion of the shoulder joint leads to the conclusion that *Teratornis* was particularly adapted to elevate the wings well above the back. If this be so, wing strokes of full amplitude could have been used for take-off without the bird having to push itself upward by its relatively weak legs.

In all, I submit that, with wings of the dimensions given above, *Teratornis merriami* would have had adequate powers of flight.

REFERENCES

Fisher, H. I. (1945): *Locomotion in the Fossil Vulture Teratornis*. Amer. Midl. Nat. *33:* 725–742.

– (1946): *Adaptations and Comparative Anatomy of the Locomotor Apparatus of New World Vultures*. Amer. Midl. Nat. *35:* 545–727.

Poole, E. L. (1938): *Weights and Wing Areas in North American Birds*. Auk *55:* 511–517.

Nouvelles données de Paléornithologie de l'U.R.S.S.

G. P. Dementiev

Université de Moscou

Dans le domaine de la faune avienne le matériel paléontologique est, au fond, peu considérable – il présente un caractère fragmentaire; ce fait est certainement dû à des causes taphonomiques. Toutefois un certain rôle revient aussi à ce qu'on ne prête pas encore assez d'attention à la récolte et à l'étude du matériel paléornithologique. Le matériel paléornithologique sur la faune de l'U. R. S. S. est modeste lui aussi; il ne permet pas encore de reconstituer son histoire de façon suffisamment complète. Par conséquent, pour pouvoir juger des données ci-dessous, il est utile de voir le schéma général paléontologique du devéloppement de la classe des Oiseaux.

Dès la fin de la période tertiaire, ses grandes lignes peuvent être caractérisées comme suit. Un petit nombre d'espèces actuelles est connu à partir du Pliocène supérieur. Dans le Pléistocène, le nombre de formes actuelles est déjà considérable. L'aspect actuel de la faune avienne date vraisemblablement du Pléistocène supérieur. Cependant, à cette époque, à côté des représentants des espèces contemporaines existaient des formes qui ont disparu par la suite. D'après les évaluations de H. Howard (1950), le 80% de la faune du Pléistocène supérieur est représenté par des espèces récentes. Les changements de la faune à partir du Pléistocène sont bien caractéristiques. Dans l'ensemble cependant, sa composition spécifique était analogue à celle de nos jours: La plupart des paléornithologistes sont d'avis que dans la majorité des cas les différences entre les représentants récents et fossiles de cette période ne dépassaient pas le cadre des variations subspécifiques. Ce fait est confirmé également par le matériel trouvé au cours des fouilles faites en U. R. S. S. Les Oiseaux du Pléistocène se distinguent des formes vivantes par leur taille quelque peu plus grande (selon l'hypothèse de feu P. Sérébrovski, 1945, il s'agit là d'une manifestation de la loi de Bergmann; toutefois cette loi attend d'être confirmée par du matériel récent et en tout cas on en connaît de nombreuses exceptions). Signalons également que la différence entre la faune avienne contemporaine et celle du Pléistocène se résume dans la disparition d'un nombre assez considérable d'espèces propres à cette époque. Il est hors de doute, que la distribution géographique de l'avifaune a subi des changements et que ceux-ci ont été plus considérables que ceux qui se sont manifestés dans la composition spécifique de la faune.

Le Tertiaire inférieur est l'époque de l'épanouissement adaptatif de la classe des Oiseaux et de l'apparition, encore sous des formes archaïques, de certains groupes actuels. Le Tertiaire supérieur a vu apparaître les ordres qui existent de nos jours, alors que vers le milieu de cette ère se sont précisées les familles et peut-être certains genres récents. Il est hors de doute que les espèces actuelles existent depuis le Pléistocène. Tel est le schéma de l'évolution des Oiseaux d'après les données générales de la paléontologie.

Les données concernant l'avifaune fossile de l'U. R. S. S., comme nous l'avons déjà dit, ont encore un caractère fragmentaire. Celles qui datent d'avant 1933 ont été réunies dans l'ouvrage bien connu de Lambrecht. On pourrait y ajouter l'unique découverte datant du Paléogène (de l'Éocène inférieur ou du Paléocène), faite dans le Fergana du Sud, près d'Andarek: On y avait trouvé les restes d'un Oiseau ressemblant à une Grue, *Eobalearica tugarinovi* (Gouréév, 1949). Quant au Néogène (Miocène et Pliocène) le nombre d'Oiseaux décrits du territoire de l'U. R. S. S. est jusqu'à présent très restreint. Il y a longtemps, on a décrit des environs d'Odessa comme Pélican un Oiseau qui est de toute évidence un Cormoran; des environs de Kherson, Brandt a décrit une grande Autruche. On a décrit aussi une Autruche et un Oiseau ressemblant à un Coq sauvage provenant des couches méotiques. Riabinine a trouvé dans la Transcaucasie une Sterne datant du Miocène supérieur. On peut y ajouter les données suivantes: Aux environs d'Odessa, on a trouvé dans le Pliocène supérieur les restes du Marabout *Leptoptilus pliocaenicus*, de *Gryzaja odessana* (Oiseau ressemblant plus ou moins au Plongeon), de la Bartavelle *Alectoris pliocaena*, de la Perdrix du désert *Ammoperdix pontica*, de la Caille *Pliogallus coturnoides*, du Cormoran *Pliocarbo longipes* (Tougarinov, 1940; Zoubaréva, 1939, 1940).

Dans le Pliocène d'Odessa furent trouvés aussi l'Outarde-houbara *Chlamydotis pliodeserti*, un Chevalier *Totanus numenioides*, le Hibou *Asio pygmaea* (Sérébrovski, 1941). En Bessarabie, près de Pelinéa Moldava, on a trouvé les restes d'un Griffon, qui d'après Tougarinov (1940) est identique à *Aegypius melitensis*. Près de Pavlodar, on a trouvé dans les couches du Pliocène les restes d'une Autruche (l'espèce n'a pu être déterminée) et d'un Oiseau rapace ressemblant à un Faucon, décrit sous le nom de *Sushkinia pliocaena* (Tougarinov, 1935). Dans l'Oligocène supérieur d'Agypsa et près de la mer d'Aral on a trouvé les restes d'un Canard *Anas oligocaena*, très proche du Pilet. Dans l'Oligocène du lac Tchalkar-Teniz on a découvert les restes d'un Oiseau décrit sous le nom *Agnopterus turgaiensis* ressemblant au Flamant (Tougarinov, 1940). Ces déterminations et ces descriptions, n'étant basées le plus souvent que sur des fragments d'os, ne sont pas toujours d'une grande précision.

A la liste des restes d'Oiseaux tertiaires du territoire de l'U. R. S. S. mentionnée ci-dessus on pourrait ajouter une série de fragments osseux ou des coquilles d'œufs d'Autruches trouvés au Sud de l'Ukraine, en Moldavie, sur la côte nord de la mer d'Azov, dans le bassin du Donetz, en Azerbaidjan, dans la région de Krasnodar (Bourtchak-Abramovitch, 1945, 1952, 1953).

Les restes d'Autruches sont connus aussi du Pléistocène de la région de Kherson et du fleuve Selenga dans la Transbaïkalie (Tougarinov, 1930). En somme, le territoire de l'Ukraine occupe la première place par le nombre d'Autruches fossiles datant du tertiaire. Il est clair que ce fait revêt du point de vue paléogéographique une importance particulière et témoigne en faveur de l'existence à cette époque d'un climat plus chaud (sans neige) et sans doute plus sec; à la condition, nécessaire dans de pareilles hypothèses, que la caractéristique écologique d'une espèce ou d'un groupe dans le passé, corresponde plus ou moins à l'actuelle. En réalité, ceci demande toujours des preuves.

Ces dernières années nous ont fourni un matériel paléornithologique se rapportant à une époque plus récente et qui présente de l'intérêt. En Crimée, dans les couches d'une phase de la période glaciaire (phase dite de Würm) on a trouvé les restes d'Oiseaux, tels

que le Chocard, le Crave, le Choucas, la Pie, *Columba rupestris*, le Tétras lyre, le Lagopède blanc. Cela permet de supposer qu'à l'époque où vivaient ces Oiseaux, le climat de la Crimée était plus froid et plus rigoureux. Au point de vue paléornithologique, le matériel de la grotte de Téchik-Tash présente un intérêt extraordinaire. Il provient des stations de l'homme paléolithique dans les montagnes de Baïsoun-Taou dans le sud de l'Uzbékistan; il date vraisemblablement du Pléistocène moyen. On y trouve une avifaune ne différant en rien de celle de nos jours (Bartavelle, Pigeon-bizet, *Columba rupestris*, un Canard, Crécerelle, Scops, Martinet noir et Martinet à ventre blanc, Freux, Crave, un Bruant, une Bergeronette et un Pipit (Souslova, 1949).

L'endroit le plus intéressant par son avifaune fossile est sans aucun doute celui des bitumes des environs de Binagady sur la presqu'île d'Apcheron en Azerbaïdjan. Ces bitumes ont été datés du Pléistocène (les dates précises restent à établir). L'importance de cette découverte peut être comparée à celle de l'avifaune fossile de Rancho-la-Brea en Californie. Le terrain renfermant ces fossiles représente un piège naturel résultant de l'accumulation du pétrole dans les parties basses du relief. Les restes des Vertébrés tombés dans ce piège sont très nombreux et très variés. Ils furent l'objet d'études de Sérébrovski (1940, 1941, 1945) et de Bourtchak-Abramovitch (1952).

Cependant Sérébrovski a surestimé l'importance taxonomique des différences morphologiques qu'il a pu constater et a créé en conséquence de nouvelles espèces et sous-espèces de valeur douteuse; il tire de son étude des conclusions avec lesquelles on ne saurait non plus se déclarer d'accord. Rappelons, que cet auteur avait isolé en tant qu'espèces l'Oie *Anser azerbaidzhanicus*, le Combattant variable *Philomachus binagadensis*, la Grue *Leucogeranus bogatshevi;* en tant que sous-espèces le Canard colvert *Anas platyrhynchos palaeoboschas*, la Fuligule milouinan *Aythya marila asphaltica*, le Cygne tuberculé *Cygnus olor bergmanni*, le Pélican *Pelecanus crispus palaeocrispus*. En tout, on a trouvé 97 espèces d'Oiseaux (Verechtchaguine, 1951). Si l'on ne tient pas compte des espèces disparues et – comme nous venons d'indiquer – douteuses, la ressemblance avec la faune actuelle se révèle très grande (quant aux Mammifères, la situation est toute différente). Bien entendu, on tient compte du fait que l'Azerbaïdjan est le lieu d'hivernage en masse des Oiseaux du nord et que l'on ne saurait préciser de quelle «saison» datent les restes trouvés. Cette circonstance est importante pour la mise au point de l'histoire de cette faune.

Les restes des Oiseaux trouvés dans les stations paléolithiques d'Afontova-gora aux environs de Krasnoyarsk appartiennent tous aux espèces qu'on y trouve à présent: ce sont l'Oie des moissons, le Faucon gerfaut, le Lagopède blanc, le Lagopède muet, le Corbeau, le Choucas. De même le gisement de Pestchoernyi Log, dans les environs de Krasnoyarsk, datant du début de notre ère, n'apportent aucun élément nouveau pour la reconstitution de l'histoire de l'avifaune de cette région (Tougarinov, 1932). Dans les collections de moindre importance, on retrouve le Harfang provenant de la région de Tchernigov, datant de l'Holocène; au Caucase, cet Oiseau fut trouvé dans les bitumes de Binagadiyn (Bourtchak-Abramovitch, 1952). Compte tenu de la distribution géographique actuelle de cette espèce, cette trouvaille est sans importance dans l'histoire de notre avifaune; il en est de même de celle de l'Hirondelle de cheminée faisant partie de la faune fossile de Novgorod Séverski, dans la région de Tchernigov, et de la Crimée (Pidoplitchko, 1951).

Telles sont les nouvelles données paléornithologiques pouvant servir à l'étude de l'histoire de la faune avienne de l'U.R.S.S. On peut ajouter que dernièrement de nouvelles fouilles ont fourni un matériel important concernant la faune avienne de la période post-tertiaire des territoires européens du sud de l'U.R.S.S. Son étude va certainement présenter ces problèmes sous un jour nouveau.

Notice préliminaire concernant la présence d'une plume d'Oiseau dans le Jurassique supérieur du Montsech (Province de Lerida, Espagne)

Dr Luis Ferrer Condal

Salas de Pallas, Espagne

Le gisement classique de Sta. Maria de Meyà, situé dans les montagnes du Montsech, Province de Lerida, Espagne, fut découvert par le géologue espagnol Luis Mariano Vidal, qui dès 1902 avait découvert et figuré le *Montsechobatrachus gaudrii*, premier anoure découvert dans le mésozoïque. Ensuite des trouvailles successives furent étudiées et décrites par Zeiller, Meunier, Sauvage et Vidal lui-même.

Jusqu'à récemment la liste des exemplaires provenants de ce gisement a été la suivante:



Plume d'Oiseau du gisement de Sta. Maria de Meyà. Grossissement 5 fois.

Amphibies 1 espèce, Reptiles 3 espèces, Poissons 13 espèces, Insectes 6 espèces, Crustacées 1 espèce, Plantes 9 espèces.

L'étude détaillée des fossiles rencontrés rend évident le caractère jurassique supérieur du gisement. Un grand nombre des fossiles du gisement de Sta. Maria appartient aux mêmes espèces que ceux des gisements, également classiques, de Solenhofen et Cerin, avec lesquels ce premier présente en outre de grandes affinités pétrographiques, puisque ses couches sont également constituées par des calcaires d'un grain extrêmement fin, qualité hautement requise dans la lithographie.

Dernièrement et après mes recherches répétées, cette liste a été augmentée notablement par de nouveaux exemplaires parmi lesquels les plus intéressants ont été un nouvel anoure (dont la description est actuellement sous presse) et la plume d'oiseau qui forme le sujet de cette notice. Dans un de ses travaux Vidal avait déjà cité la présence d'un exemplair d'oiseau dans ce gisement, qui malheureusement a été perdu par la négligence d'un ouvrier.

L'exemplaire que je figure est une petite plume de 30 mm de longueur par 4 mm de largeur dans sa partie moyenne, dans laquelle on peut parfaitement reconnaître le rachis central et les barbes. Sous le binoculaire à agrandissement moyen on peut également apercevoir sur certaines barbes près du rachis quelques barbules. Quoiqu'on puisse dire peu de chose sur cette seule plume, son aspect semble toutefois avoir une certaine ressemblance avec les plumes de couverture de l'*Archaeopteryx lithographica*.

Il est dommage qu'on n'ait pas pu obtenir l'exemplaire complet; mais de toute façon la découverte en soi est de toute première importance puisque le gisement dont elle provient est considéré comme appartenant (quoique sans sécurité à cause de l'absence de fossiles invertébraux caractéristiques) aux niveaux supérieurs du Kimmeridgien, ce qui revient à dire qu'elle serait le reste d'oiseau le plus ancien qui soit connu.

Espérons que nous aurons la chance de trouver dans un avenir prochain de nouveaux restes plus complets qui nous permettront une détermination précise.

The Order in which the Remiges and Rectrices are Moulted in certain Birds

Collingwood Ingram

Benenden, Kent

With few exceptions the regular order in which a bird moults its wing and tail feathers has never been fully recorded. The completed transformation from one plumage to another, especially when the two are distinctive in either pattern or colour, has been carefully described for most species, but the progressive sequence by which this change takes place has, on the whole, been strangely neglected by ornithologists. Among the outstanding exceptions are Hagen's (1937) detailed account of the moult of the Willow Grouse (*Lagopus lagopus* L.), and that of the Ptarmigan (*Lagopus mutus* [Montin]) by Salomonsen (1939), while Witherby (1913) has given us a somewhat less exhaustive description of the moult of the Rook (*Corvus frugilegus* L.). Although covering a much wider field and, therefore, more general in theme, Mayaud (1950) has also contributed a valuable treatise on the subject.

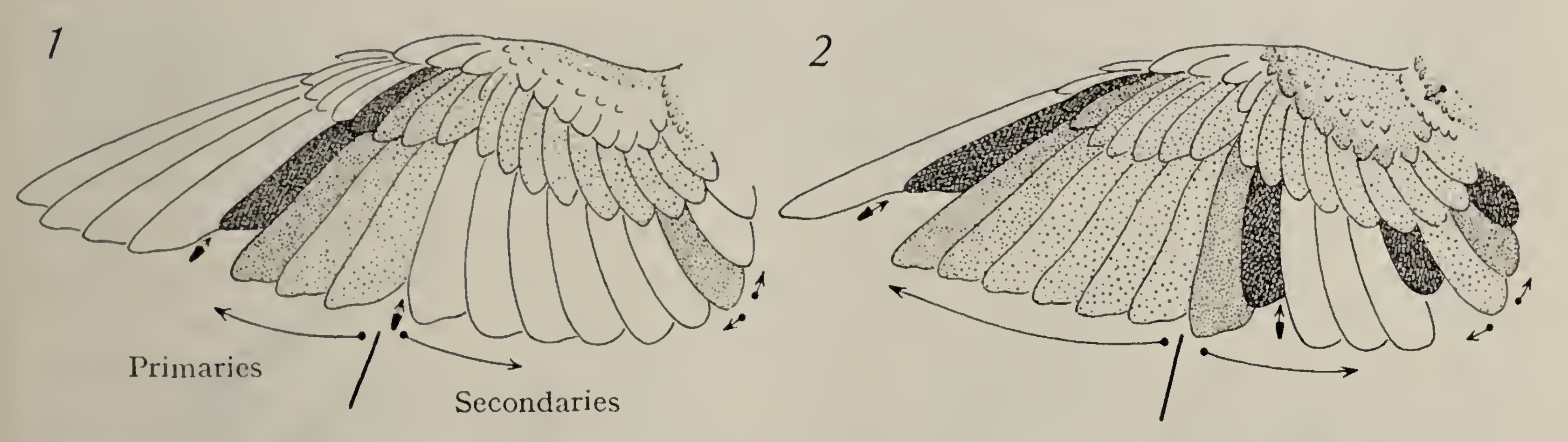
Admittedly a comprehensive study of this recurrent phenomenon, as it occurs in birds living under entirely natural conditions, presents almost insuperable difficulties: indeed to conduct such an enquiry on strictly scientific lines would entail either the daily slaughter, or the systematic trapping, of one or more individuals of the same species throughout the whole of its moulting season, and even then it is doubtful if the result would be wholly conclusive. I make no pretence of having systematically pursued either course but I can, and do, claim to have examined during the last thirty years or so a very large number of specimens belonging to divers genera in almost all phases of moult.

While in a few birds the contour plumage may be either partially or completely moulted twice or even three times a year – the latter being the case in some of the Grouse and Ducks – the remiges and rectrices are normally renewed only once and, according to Mayaud (1950) in many of the Cranes, only every alternate year. Because of this, and the regular sequence in which they are shed, these feathers constitute the most rewarding phase of a moult for intensive research.

The marked disparity between the pale buffish-brown colour of a juvenile Starling's (*Sturnus vulgaris* L.) plumage and that of the adult, renders the transition from one to the other easily observed. Partly for that reason, but chiefly because of its abundance in the district in which I live, I have chosen the Starling for my most extensive studies.

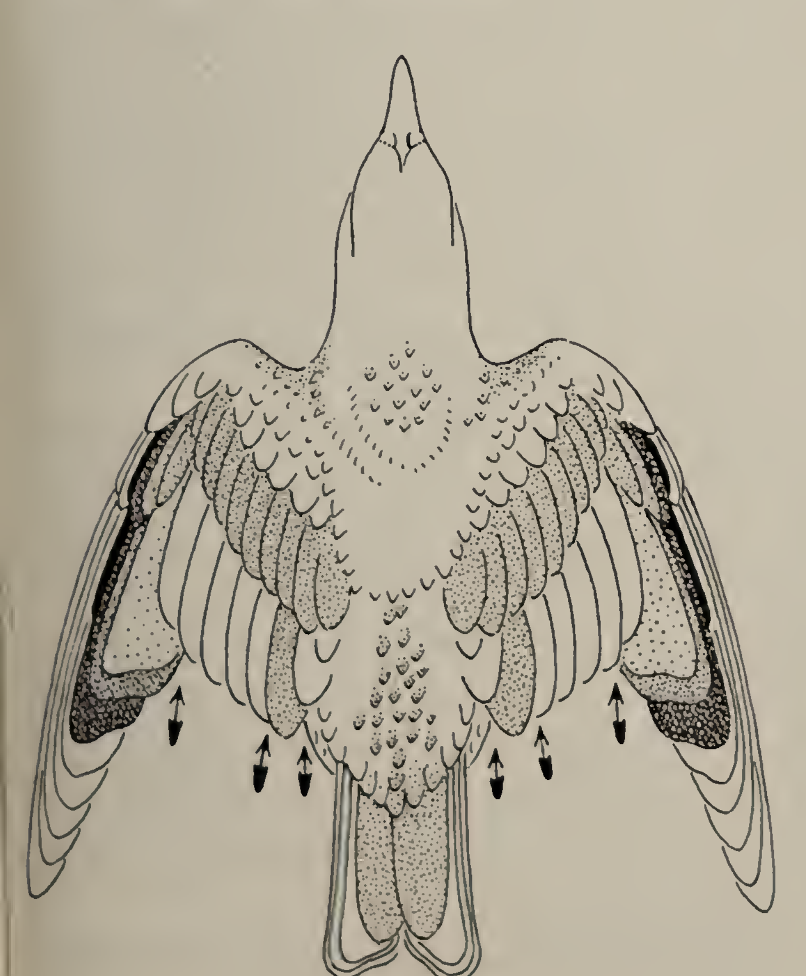
The date upon which the young birds start to moult their first plumage naturally depends largely upon their age. In south-east England those of a normally early brood usually do so about the middle of June. As in most species the main flight feathers are invariably renewed in pairs, a corresponding, or opposite, primary or secondary being

shed from each wing more or less simultaneously. Thus a perfect equilibrium is maintained and in consequence the bird's power of flight is interferred with as little as possible. In the Starling the first of the quill feathers to be replaced are the innermost, or tenth, pair of primaries[1]. When these have grown to about two-thirds of their ultimate length they are followed by their next nearest neighbours (the ninth) and so on in a regular



Figures 1 and 2. –Wing patterns of moulting Starling, *Sturnus vulgaris*, July 28th (1) and September 22th (2).
•—> Direction of sequence in which the feathers are shed.
↕ Indicates position of sprouting quill feather.

outward sequence, the average interval between the shedding of each pair being about six days. As a primary covert is moulted at approximately the same time as its corresponding primary these feathers also follow a precisely similar outward sequence. The greater wing coverts, on the other hand, are not dropped separately but all together, an event which preceeds the moult of any of the secondaries and does not take place until two, or sometimes three, of the primaries have attained their full length.



The first pair of secondaries to be shed are the eighth: these are succeeded shortly after by the first, or outermost pair, which a few days later are followed by the second and then the third and so on to as far as the sixth. It should be noted that in their case the order in which they are moulted is in an inward direction, that is to say, in a diametrically opposite sequence to that of the primaries. Meanwhile the ninth, tenth and

[1] Some American ornithologists now enumerate the primaries in a centrifugal sequence, namely, in an opposite order to that commonly employed by European writers. As the latter system was used in all the works cited, to avoid confusion this method of numbering, despite certain disadvantages, has been retained in the present paper.

Figure 3. –Immature Starling, July 28th.

seventh pairs of secondaries will have also been wholly, or partly, renewed. At this stage of the moult the two central tail feathers will have likewise been replaced and these, in due course, will be followed by first one and then another pair on either side. I have not the available space to describe in detail the orderly and symmetrical pattern in which the remainder of a Starling's plumage is moulted. The neck, and finally the head, are always the last portions of the body to be effected.

From the material I have been able to examine it seems that the majority of passerines, and a good many other birds, moult their wing feathers in much the same sequence but there can be no doubt that discrepancies occur in some of the less closely related genera.

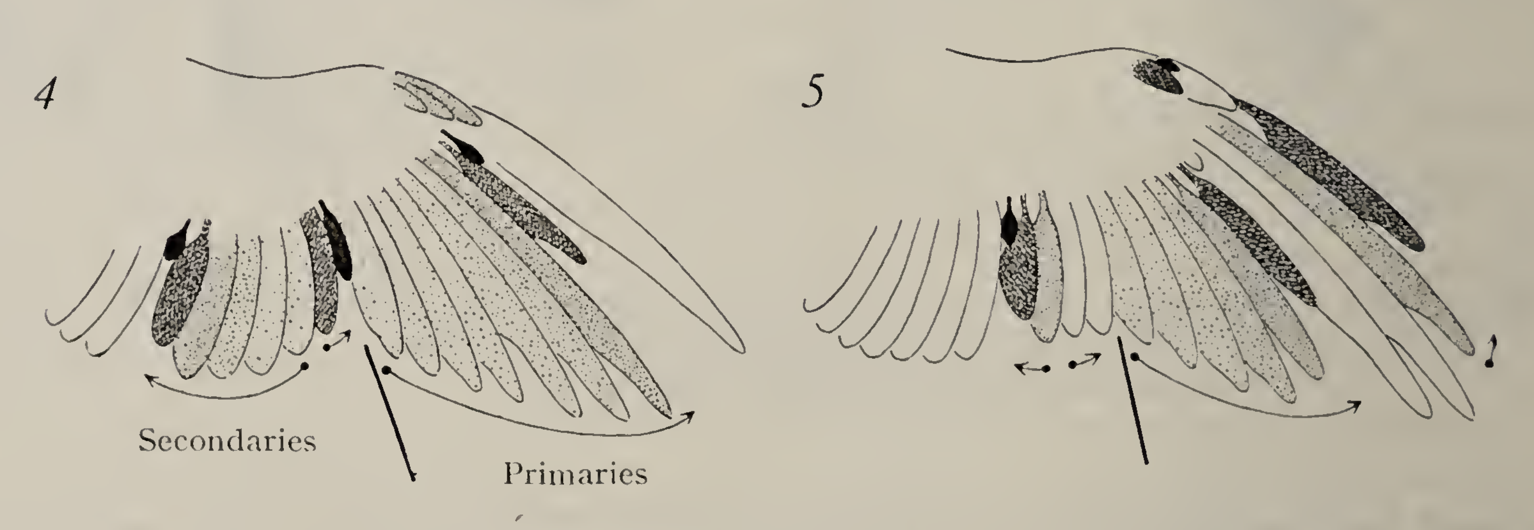


Figure 4. – Adult Red Grouse, *Lagopus scoticus*, August 25th.
Figure 5. – Immature Red Grouse, August 26th.

In most species, as in the Starling, the first primaries to be dropped are those constituting the innermost or proximal pair and the remainder are normally shed at regular intervals in an uninterrupted centrifugal sequence. An interesting exception to this rule, however, occurs in the juvenile, though not in the adult, of both the Red Grouse (*Lagopus scoticus* [Latham]) and the Ptarmigan. In the young of these species the regular outward sequence extends only to as far as the third primary, the second and then the first pair being moulted respectively at about the same time as the seventh and sixth. In the immature Capercaillie (*Tetrao urogallus* L.) according to WITHERBY (1941) the two outer quill feathers are not shed at all during the first moult but are retained, and serve their owner, throughout the following winter and summer.

The order in which the secondaries are moulted varies to a lesser or greater extent in different genera. WITHERBY (1913) states that in the Rook (*Corvus frugilegus* L.) they are replaced in three groups, the distal pair being the first to be dropped. In the Balearic Shearwater (*Puffinus puffinus mauretanicus*), according to MAYAUD (1950) they are moulted in four groups. In the Peregrine (*Falco peregrinus* Tunst.) one of the central secondaries, usually the sixth, appears to be the first to be moulted, to be followed later by those on either side. In both old and young Red Grouse the sequence is markedly different. In their case the first secondary to be dropped is invariably the third followed by the fourth, fifth and so on, progressively inwards. The second is retained until the seventh, and the first until the tenth, has been shed some twenty days later.

Unlike the passerines in Leach's Forktailed Petrel (*Oceanodroma leucorrhoa* [Vieill.]) the

moulting of the flight feathers starts with the secondaries instead of the primaries and at least two of the former will have reached full maturity before any of the primaries are dropped. Another marked difference between this pelagic species and a typical passerine is that the feathers of the bastard wing are renewed at an early, and not at a late, stage of the moult.

The period required for a quill feather to attain maturity naturally varies according to its size and the species concerned. HAGEN (1937) has shown that on an average the innermost primaries of a juvenile Willow Grouse are shed at intervals of a little over five days and from my own observations this would appear equally true of the Red Grouse. Now as these birds never have more than three primaries growing at one time it follows that they cannot take much more than fifteen, or at most sixteen days, to mature.

As is well-known Ducks, Geese and certain other aquatic species shed all their quill feathers simultaneously and for a while thereafter are incapable of flight. During that critical period they generally seek safety on large sheets of water or hide in dense reed beds. To reach such suitable areas they will sometimes travel considerable distances, a notable example of such a moult migration being that of the Sheld Duck (*Tadorna tadorna* [L.]) (COOMBES, 1950). Mr. HUGH BOYD informs me that Mallards (*Anas platyrhyncha* L.) are incapacitated for about thirty days that being the time required for the renewal of an entirely fresh set of flight feathers. I am told by Capt. C. H. B. GRANT that many migratory Rails do not moult their remiges until they have reached their winter quarters when, for a while thereafter, they also become flightless.

It may, I think, be taken as a general rule that the more dependent a species is upon its powers of flight the less will those powers be disrupted during their moult. Thus in birds relying on their wings to carry them daily to distant feeding grounds, or to convey them on long seasonal migratory journeys or, still more important, to capture their prey, only one primary and one secondary in each wing will normally be in the process of replacement at the same time. In the first category we may cite as a typical example the Rock Pigeon (*Columba livia* Gm.); in the second the Knot (*Calidris canutus* [L.]) and in the third the Peregrine (*Falco peregrinus* Tunst.). Because a new primary in these birds has to more or less complete its growth before a successor is dropped the interval between the shedding of each is necessarily a relatively long one. Since this interval roughly corresponds with the time it takes for a new primary to mature the period obviously varies according to the species concerned: in the Peregrine it may be as much as forty days or more. As a consequence the moulting season in this falcon is an exceptionally long one. Mr. S. ALLEN, an experienced falconer of many years standing, tells me that the first quill feather to be dropped in a Peregrine is normally shed in early April and as there are specimens of this bird preserved in the British Museum that were killed in January and February with their moults still incomplete, we may conclude that in this species the period involved cannot be less than seven or eight months. In the Rook, according to WITHERBY, the autumn moulting season lasts between four or five months: in the Starling about four months, while in a young Willow or Red Grouse it is only a little over three. MAYAUD (1950) says that among the Jackass Penguins (*Spheniscus*) it is effected in twelve days.

But as flight is not of such vital importance to birds possessing more or less terrestial

habits, such as the two species of Grouse mentioned above, these can usually afford to have two, or even three, of their primaries and an equal number of their secondaries in various stages of growth at the same time and this would appear to be fairly common among all gallinaceous species.

In most birds the rectrices, like the remiges, are always shed in pairs. Normally the first to be dropped are the two central feathers. A curious exception to this rule, however, occurs in the genus *Lagopus*. In both the Red and Willow Grouse the outermost, instead of the innermost, pair of tail feathers are the first to be moulted. These, in the juvenile at any rate, are followed successively at intervals of about five days by the

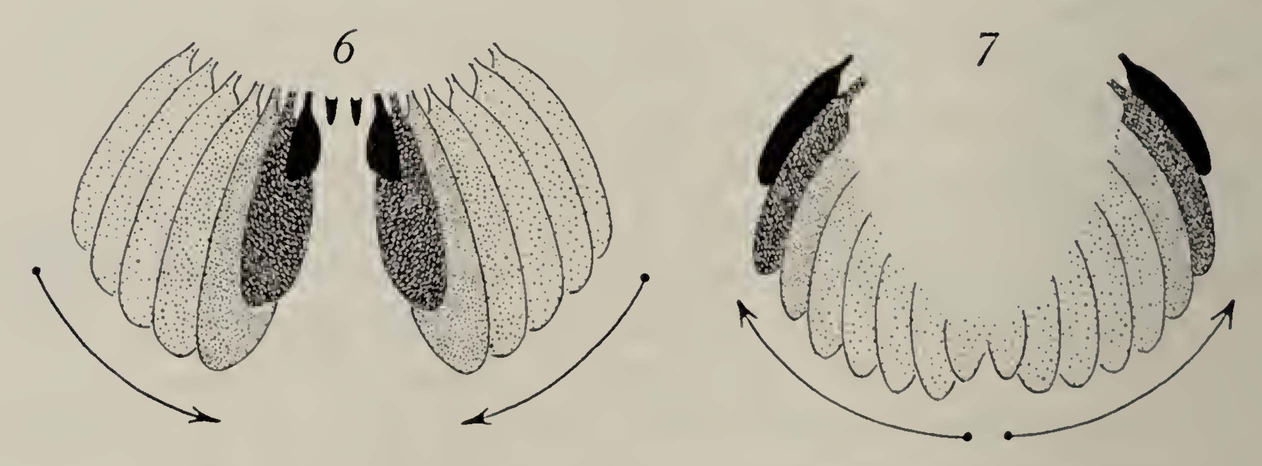


Figure 6. – Immature Red Grouse, *Lagopus scoticus*, August 28th.
Figure 7. – Immature Partridge, *Perdix perdix*, October 10th.

next nearest pair but, according to HAGEN, this interval is increased to twenty days between the shedding of the penultimate and final pair. Incidentally *Phasianus*, *Perdix*, and *Caccabis* all moult their rectrices in the usual centrifugal order. Save for the central pair of feathers, which are retained until all the others have been renewed, the Common Snipe (*Capella gallinago* [L.]) moults its tail in the usual outward sequence. The Peregrine in common with most birds starts with the middle pair, these being usually followed in turn by the two adjoining pairs, but in this species the outermost rectrices are normally replaced *before* the fourth and fifth pairs are dropped.

REFERENCES

COOMBES, R. A. (1950): *The Moult-Migration of the Sheld-Duck.* Ibis *92:* 405–418.

GRANT, C. H. B. (1914): *The Moults and Plumages of the Common Moorhen* (*Gallinula chloropus* Linn.). Ibis *1914:* 298–304, 652–654.

HAGEN, Y. (1937): *Fjaerdraktens utvikling hos Lirypen* (*Lagopus lagopus* L.) *med en undersoklese over kyllingenes vekst og alder.* Skr. norske Vidensk. Akad. Oslo *1936*, no. 10: 1–99.

INGRAM, C. (1953): *How a Bird Moults.* Country Life *114:* 284–285.

MAYAUD, N. (1950): *Téguments et Phanères*, in «Traité de Zoologie. XV. Oiseaux». Paris.

SALOMONSEN, F. (1939): *Moults and Sequence of Plumages in the Rock Ptarmigan* (*Lagopus mutus* [Montin]). Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren. Copenhagen *103:* 1–491.

TICEHURST, C. (1914): Ibis *1914:* 529.

WITHERBY, H. (1913): *The Sequence of the Plumages in the Rook, with Special Reference to the Moult of the Face.* Brit. Birds *7:* 126–139.

– (1941): *The Handbook of British Birds*, vol. 5. London.

Schnabelborsten
als Träger des jüngsten Sinnesorgans der Vögel

Eberhard Jany
Museum Zoologicum Bogoriense, Bogor (Java), Indonesia

Bei zahlreichen Vogelarten haben die am proximalen Rand des Oberschnabels spriessenden Federn ganz oder teilweise die Gestalt haarartiger Borsten (Vibrissae) angenommen. Man hat diesen Vibrissen die Aufgaben eines Sinneswerkzeugs mit Tast- oder auch Haltefunktionen zugeschrieben. Die Struktur der Vibrissen und ihre sinnesphysiologische Wirkungsweise ist bei Vögeln noch nicht näher untersucht worden, im Gegensatz zu den Tasthaaren der Säugetiere, über die es eine ganze Reihe von Arbeiten gibt.

Zwei Umstände haben dazu beigetragen, in den Oberschnabelvibrissen nur einfache, spitz endende Federborsten mit der erwähnten Bedeutung zu sehen. Es ist einmal die Kleinheit des Objekts, dessen wirkliches Ende bei oberflächlicher Betrachtung mit blossem Auge oft kaum zu erkennen ist, und zum anderen die natürliche Empfindlichkeit der Borsten, die unterhalb der Spitze leicht abbrechen. Die Vogelbälge der Museen besitzen daher selten vollständig erhaltene Vibrissen. Nur so ist es zu verstehen, dass die bei manchen Vögeln recht auffallenden Verdickungen oder Verzweigungen der Borstenenden bisher unbeachtet geblieben sind.

Bei folgenden 12 Familien wurden besondere Endkörper festgestellt: Corvidae, Dicruridae, Laniidae, Muscicapidae, Eurylaimidae, Capitonidae, Trogonidae, Steatornithidae, Caprimulgidae, Podargidae, Aegothelidae und Strigidae. Mit Ausnahme einiger Würger (Laniidae) handelt es sich bei den betreffenden Arten um Tropenvögel aus dem indoaustralischen Raum sowie um einige südamerikanische Ziegenmelker (Caprimulgidae) und Fettvögel (Steatornithidae), für deren Zusendung ich Frau Dr. M. Koepcke vom Prado-Museum in Lima (Peru) herzlich danke.

Die Untersuchungen ergaben, dass sich die Vibrissen vor ihrer Spitze häufig etwas verjüngen, um in einem besonderen Terminalkörper zu enden. Sein grösster Durchmesser kann den des Borstenhalses, auf dem er sitzt, bisweilen um das Zehnfache übertreffen. Die Länge der untersuchten Endkörper reicht von 0,1 mm bis zu mehr als 1,0 mm. Die grössten Endkörper sah ich bisher bei der indonesischen Vulkan-Nachtschwalbe, *Caprimulgus pulchellus* Salvadori (Abb. 13), sowie bei malaiischen Drongos (Dicruridae, Abb. 1–5).

Die Gestalt der Endkörper ist recht verschieden. Neben Keulen, Knospen und Kelchen treten geweihähnliche, finger- und handförmige Bildungen oder noch andere Formen auf. Ein Grundprinzip ist allen derartigen Borstenenden mehr oder weniger deutlich gemeinsam, die Tendenz zur Oberflächenvergrösserung und Trichterbildung. Wenn auch die äussere Gestalt der Endkörper innerhalb der einzelnen Familien sehr variieren

kann, so sind doch bestimmte Typen für manche Verwandtschaftsgruppen charakteristisch, wenn wir von wenig entwickelten Endkörperstadien absehen, die in ähnlicher Weise auch bei verschiedenen Familien auftreten können. Finger- oder handförmige Endkörper verraten sofort einen Angehörigen der Dicruridae (Abb. 1–5). So umfangreich die Familie der Muscicapidae heute gefasst wird, so ungleichmässig ist auch die Form der Endkörper bei ihren Vertretern (Abb. 6–7). Bei den Eulen (Strigidae) sind die Borstenenden vielfach mehrarmig gespalten, wie etwa bei *Phodilus badius* (Abb. 9) und *Otus scops*, aber auch knospenähnliche Bildungen kommen vor (*Ninox punctulata*, Abb. 8).

Im allgemeinen sind die Oberschnabelborsten kurz und noch nicht halb so lang wie der Schnabel. Eine Ausnahme machen unter anderem viele Caprimulgiformes (Abb. 10 bis 13), deren Vibrissen die Schnabelspitze oft weit überragen. Die fühlerähnlichen Vibrissen von *Aegotheles crinifrons* tragen nur unvollkommen entwickelte Endkörper (Abb. 10), soweit ich dieses habe feststellen können. Sie ähneln etwas denen eines ♂ von *Podargus papuensis* (Abb. 11). Die nahe Verwandtschaft von *Aegotheles* mit *Podargus* kommt auch dadurch im Vibrissenbau zum Ausdruck, dass in beiden Gattungen die basalen Borstenteile noch die Rami-Verästelungen der Federn tragen, aus denen sie hervorgegangen sind. Beim Riesenschwalm, *Podargus*, herrscht eine Tendenz zur bandartigen Umwandlung des Borstenendes. Eine primitive Stufe hiervon zeigt Abbildung 11. In voller Entwicklung dagegen rollt sich das Band spiralartig zu einer Tüte auf, wie wir es bei einem weiblichen *Podargus papuensis* von den Aru-Inseln sehen können (Abb. 12). Von den eigentlichen Nachtschwalben (Caprimulgidae) der Malaiischen Inseln hat die am wenigsten bekannte und wohl seltenste, *Caprimulgus pulchellus*, die längsten Vibrissen und auch die grössten Endkörper (Abb. 13). Letztere haben die Gestalt einer aufbrechenden Knospe. Ähnlich geformt, wenn auch bedeutend kleiner, sind die Endkörper der südamerikanischen Arten *Nyctidromus albicollis* und *Hydropsalis climacocerca*.

Die bisher genannten Vögel ernähren sich animalisch und sind überwiegend Insektenfresser. Es ist daher um so bemerkenswerter, dass auch als Fruchtfresser bekannte Arten lange Vibrissen mit teils sehr entwickelten Endkörpern besitzen können. Zu ihnen gehören altweltliche Bartvögel (Capitonidae) und neuweltliche Fettvögel (Steatornithidae). An einem peruanischen Balg des Guacharo (*Steatornis caripensis*) messen die längsten, haarartigen Vibrissen 50 mm. Ihre Endkörper sind verhältnismässig wenig differenziert und erinnern an die der Dicruridae (Ähnlichkeit mit Abb. 5). Dagegen tragen die nicht ganz die Schnabelspitze erreichenden Vibrissen von *Megalaima corvina*, einem malaiischen Bartvogel, sehr auffallende Endkörper in Kelch- oder Knospenform (Abb. 14–15).

Die Vibrissen werden gemausert wie andere Federn und offenbar auch im gleichen Rhythmus wie diese. Es ist daher merkwürdig, dass nebeneinanderstehende und gleichlange Vibrissen zuweilen verschieden geformte Endkörper besitzen, hoch entwickelte neben recht primitiven. Diese Unausgeglichenheit scheint dafür zu sprechen, dass die Entwicklung der Endkörper an sich entweder noch nicht abgeschlossen oder schon rückläufig ist. Der Grad ihrer Vollkommenheit mag mit von der Bedeutung abhängen, die sie für ihren Träger haben. Ich halte es für keinen Zufall, dass zum Beispiel gerade eine nur in höheren Bergregionen lebende Nachtschwalbe wie *Caprimulgus pulchellus*, die vorzugsweise in der Dämmerung oder Dunkelheit aktiv ist, besonders lange Vibrissen mit auffallend grossen und einheitlichen Endkörpern besitzt.



Abbildungen 1–15. Endkörper von Oberschnabelvibrissen. Dicruridae: 1.–2. (gleicher Vogel!) *Dicrurus hottentottus atrocaeruleus* Gray, ♂ Halmahera; 3. *D. hottentottus* subsp., ♀ Westjava; 4. *D. bracteatus carbonarius* Bp., ♀ Nord-Neuguinea; 5. *D. hottentottus* subsp., ♀ Westjava. – Muscicapidae: 6. *Pachycephala pectoralis fulviventris* Hart., ♂ Sumba; 7. *Peneothello cyanus atricapilla* Hart. und Paludan, ♂ Neuguinea (Spitze des Endkörpers ist beschädigt!). – Strigidae: 8. *Ninox punctulata* (Quoy und Gaim.), ♀ Celebes; 9. *Phodilus badius parvus* Chasen, ♀ Insel Belitung. – Caprimulgiformes: 10. *Aegotheles crinifrons* (Bp.), ♀ Halmahera; 11. *Podargus papuensis* Quoy und Gaim., ♂ Neuguinea; 12. desgleichen, ♀ Aru-Inseln; 13. *Caprimulgus pulchellus* Salvadori, ♂ Ostjava. – Capitonidae: 14.–15. (gleicher Vogel!) *Megalaima corvina* (Temm.), ♂ Westjava. Vergrösserung: 1.–2. ×135; 3. ×75; 4. ×60; 5. ×100; 6. ×130; 7.–8. ×75; 9. ×55; 10. ×20; 11. ×25; 12. ×40; 13. ×45; 14.–15. ×75. (Foto: Huysmans, Bogor.)

Bisher hat man die Vibrissen der Vögel für Tastwerkzeuge gehalten. Viele Endkörper sind jedoch für ihre Grösse viel zu empfindlich gebaut, als dass sie Teil eines Berührungsmechanismus sein könnten. Es spricht vielmehr manches dafür, dass sie *chemorezepto-*

rische Funktionen erfüllen. Vögel, für deren Nahrungssuche geruchliche Wahrnehmungen besonders wichtig sind, scheinen in den Oberschnabelvibrissen olfaktorische Hilfsmittel zu besitzen. Es ist denkbar, dass von den Endkörpern aufgefangene chemische Reize durch den Hohlschaft der Vibrissen zum zentralen Sinnesepithel weitergeleitet werden. Je nach der Bedeutung, die diese Vibrissen nebst Endkörpern für ihren Besitzer haben, sind sie als ein zusätzliches Bedarfsorgan gebaut oder verkümmert.

Für eine chemorezeptorische Bedeutung der Endkörper sprechen der Entstehungsort der Vibrissen, der in nächster Nähe der Nasenhöhle liegt, die meistens poröse und empfindliche Struktur der Endkörper sowie der Umstand, dass sie nicht auf Vögel mit animalischer Ernährung beschränkt sind, sondern auch bei Fruchtfressern vorkommen. (Möglicherweise sind die Endkörper bei den Arten besonders stark ausgebildet, bei denen die endogenen Geruchsorgane in Entwicklung oder Funktion den biologischen Erfordernissen nicht genügen.) Es gibt auch Parallelen zu anderen Chemorezeptoren. Die Fingerform der Endkörper, wie wir sie bei Drongos und beim Guacharo sehen, erinnert an die fingerförmigen Fortsätze, die bei manchen Säugetieren aus den Oberflächenzellen der olfaktorischen Region herausragen. Die Endkörper der Oberschnabelvibrissen lassen sich schliesslich in ihrem Bau auch mit Fühlerenden von Insekten vergleichen, deren Bedeutung als Geruchsorgan bekannt ist. Die Vibrissen der Vögel scheinen somit ein interessantes Studienobjekt für vergleichende und entwicklungsphysiologische Untersuchungen abzugeben.

A propos du mécanisme fixant l'articulation du coude chez certains Oiseaux (Tubinares)

K. Joudine

Institut de Zoologie de l'Académie des sciences de l'U.R.S.S., Leningrad

J. Hector a décrit en 1895 chez l'Albatros (*Diomedea* spec.) un mécanisme spécial de bloquage de l'articulation du coude au moment de l'extension maxima, c'est-à-dire, quand l'Oiseau plane. Selon cet auteur, ce mécanisme agit de la façon suivante: "When the wing is fully extended the thrust of this projecting process (Processus supracondyloideus humeri, s. Tuberculum superius) on the elbow joint causes a slight rotation of the ulna on the humerus, so that the joint becomes locked, which renders the wing a rigid rod as far as the wrist-joint. At the same time the slight play permitted by the articulation of the patelloid bone on the process allows of the transmission of the muscular pull from the shoulder to the manus without unlocking the joint."

Cette assertion d'Hector fut répétée par différents auteurs, y compris le professeur Stresemann (1927–1934), mais on n'en voit pas la raison, car dès qu'on examine la figure 833 de l'ouvrage de Stresemann illustrant ce texte d'Hector, on remarque qu'au fur et à mesure de l'extension de l'aile, l'apophyse unciforme, sans exercer aucune pression sur l'avant-bras, s'en éloigne toujours davantage. En même temps, grâce à la tension croissante des tendons propatagiaux, long et court, la mobilité des os sésamoïdes continuera à diminuer. Ceci est facile à vérifier en procédant tout simplement à la flexion et à l'extension du squelette de l'aile de n'importe quel représentant du genre *Diomedea* ou *Puffinus*. Il est donc douteux, que l'apophyse unciforme de l'humérus puisse provoquer, ou tout au moins favoriser, la rotation du cubitus, et que la mobilité des os sésamoïdes contribue à la transmission de la traction musculaire de l'humérus au carpe. De même, il est peu probable que le déplacement de la surface du cubitus par rapport à celle de l'humérus puisse bloquer l'articulation du coude, car Sy a démontré en 1936 qu'un mouvement de rotation de cubitus accompagne l'extension de l'articulation cubitale de toutes les espèces récentes d'Oiseaux volants et que ce mouvement n'est pas influencé par l'apophyse unciforme de l'humérus, ni accompagné de la fixation de l'articulation en extension.

Il est donc légitime de se demander, comment s'opère chez les Tubinares la fermeture de l'articulation du coude et quel rôle y jouent l'apophyse unciforme de l'humérus et les ossifications sésamoïdes des tendons propatagiaux. Il était logique de chercher une réponse dans la littérature spéciale (Reinhardt, 1873; Forbes, 1882; Fürbringer, 1888), mais malheureusement ces tentatives furent infructueuses. Dans tous les travaux ultérieurs traitant du mécanisme de bloquage de l'articulation cubitale, on retrouve le point de vue d'Hector. Ainsi est-il devenu nécessaire d'entreprendre de nouvelles investi-

gations spéciales, ce qui fut réalisé par l'auteur de la présente communication. Dans ces recherches on s'est servi de spécimens complets de *Diomedea exulans* et *Oceanodroma furcata*, des préparations ostéomusculaires de l'aile de *Fulmarus glacialis* et *Puffinus griseus*, de même que des squelettes de *Diomedea*, *Puffinus*, *Fulmarus*, *Oceanodroma*. A titre de comparaison, nous avons examiné les préparations et les squelettes de nombreux groupes: Colymbidés, Stéganopodes, Lamellirostres, Rapaces, Alcidés, Larinés, Limicoles, etc. Bien que les recherches aient porté sur un nombre restreint de Tubinares, on a pu toutefois établir l'existence chez ces Oiseaux d'un appareil fermant l'articulation du coude, dont le fonctionnement ne dépend nullement de l'apophyse unciforme de l'humérus, pas plus que des ossifications sésamoïdes des tendons propatagiaux. Le principe du fonctionnement de ce mécanisme peut être résumé de la manière suivante.

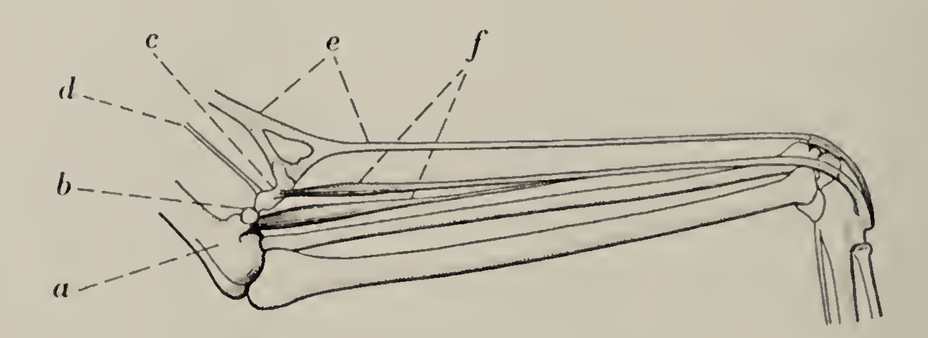


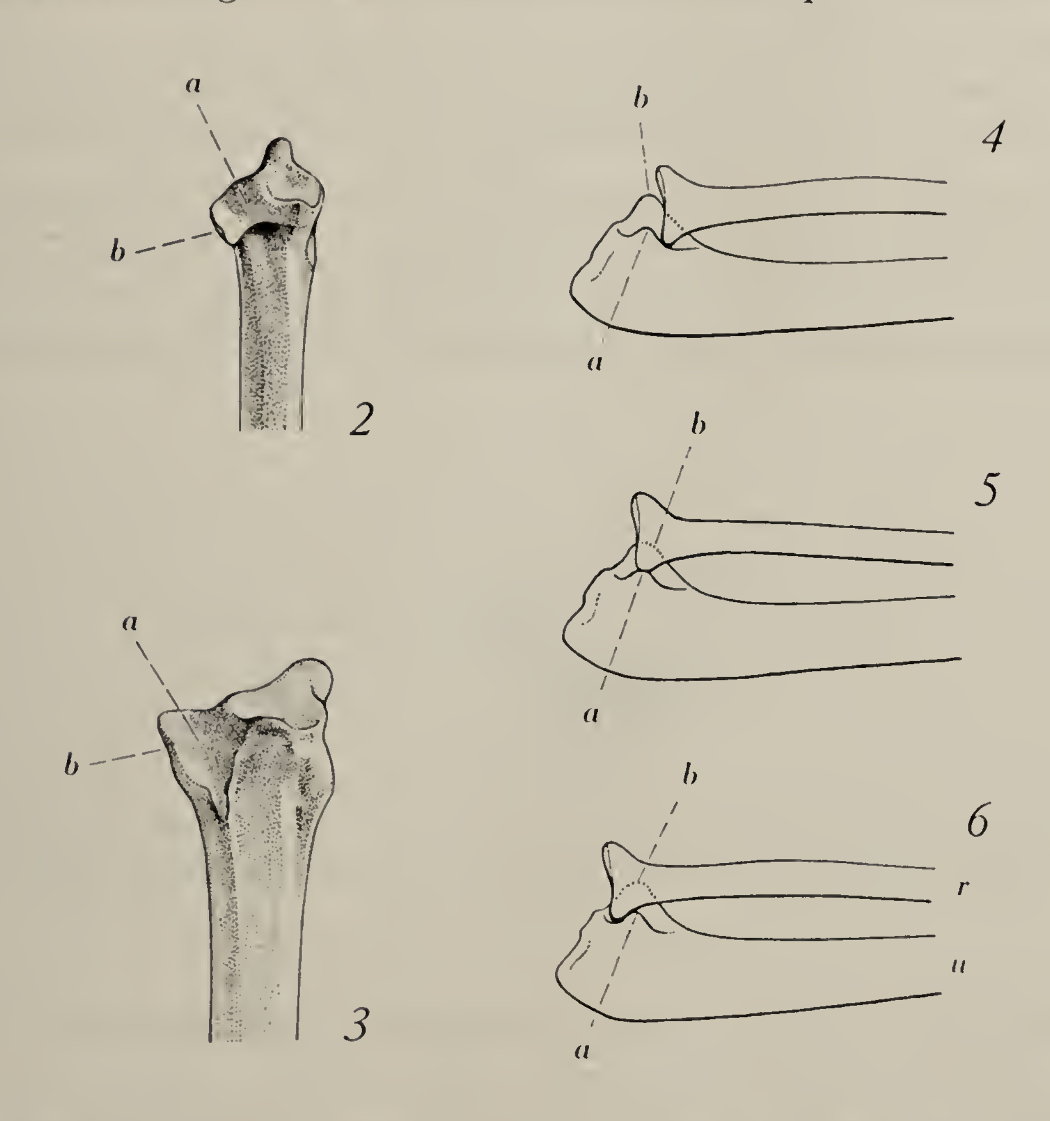
Figure 1. *Procellaria aequinoctialis*. Appareil ostéomusculaire de l'aile. *a* humérus avec tuberculum superius; *b* et *c* petit et grand os sésamoïde; *d* tendo propatagialis brevis; *e* tendo propatagialis longus; *f* m. extensor metacarpi radialis (d'après REINHARDT, 1873).

On sait, que chez tous les Oiseaux volants récents, y compris les Tubinares, l'extension et la flexion de l'aile sont accompagnées d'un déplacement des os de l'avant-bras. A l'extension de l'aile, le radius se déplace le long du cubitus en direction proximale (vers la base de l'aile), à sa flexion, il glisse en sens contraire, dans la direction distale (vers la pointe de l'aile). Ces mouvements ont lieu vers la fin de l'extension de l'aile et au début de sa flexion. Etant conditionnés par la forme des surfaces articulaires de la jointure, ils sont automatiques et impliquent l'extension et la flexion de l'aile dans l'articulation carpienne.

Lorsque l'aile est complètement étendue, la coordination des mouvements du bras dans l'articulation du coude et du radius par rapport au cubitus est telle que l'humérus ne peut exécuter aucun mouvement dans l'articulation du coude sans le communiquer au radius et sans le déplacer dans la direction distale. Ce fait revêt une grande importance: La fonction essentielle du mécanisme de bloquage de l'articulation cubitale chez les Tubinares consiste dans le fait que lorsque l'aile est complètement étendue, le radius est maintenu immobile en position proximale limite. Du moment qu'un déplacement se révèle impossible, la mobilité de l'articulation cubitale disparaît. Elle reste bloquée aussi longtemps qu'agit l'appareil maintenant le radius immobile par rapport au cubitus.

Le mécanisme fixant le radius chez *Diomedea*, *Puffinus*, *Fulmarus* et *Oceanodroma* est, grosso modo, le même. Il est formé par deux surfaces articulaires du cubitus, sur lesquelles glisse le radius en se déplaçant parallèlement au cubitus, les deux épiphyses du radius et les muscles entépicondylo-radialis sublimis et profundus.

Pour pouvoir comprendre le fonctionnement du mécanisme dans son ensemble, il faut dire quelques mots sur la structure de ses parties. Chez la majorité des Oiseaux, la surface articulaire proximale du cubitus, sur laquelle glisse la tête du radius, prend la forme d'une selle ou moins assymétrique, disposée à un angle à peu près droit par rapport à l'axe longitudinal du cubitus. Le mouvement du radius s'effectue dans une direction presque perpendiculaire à l'axe longitudinal de cette «selle». Lorsque l'aile est en flexion et que



Figures 2 et 3. Partie proximale du cubitus, aspect du côté dirigé vers le radius; (1) *Puffinus griseus*, (2) *Larus hyperboreus*. *a* surface articulaire en forme de «selle»; *b* processus lateralis ulnae.
Figures 4, 5 et 6. *Puffinus griseus*. Schéma du mouvement du radius le long du cubitus, correspondant à l'extension progressive de l'articulation du coude. *r* radius; *u* cubitus; *a* surface articulaire en forme de «selle»; *b* processus lateralis ulnae.

le radius se trouve dans une position distale maxima (c'est-à-dire déplacé au maximum vers l'articulation du carpe), sa tête s'appuie sur la partie distale de la «selle» (située du côté du carpe). Au fur et à mesure de l'extension de l'aile dans le coude, le radius se déplace dans la direction proximale et sa tête pénètre dans le renforcement de la surface articulaire du cubitus et lorsque le coude sera complètement étendu, le mouvement aboutira à la position où elle sera «en selle».

Chez les Tubinares, la surface articulaire décrite ci-dessus a en principe la même structure que chez les autres Oiseaux volants, à la seule différence près, que grâce au développement accentué de l'apophyse glénoïdienne externe (s. Processus lateralis ulnae) la «selle» est plus profonde et plus étroite. C'est pourquoi la tête radiale glisse dans une

rainure dont les bords embrassent presque la moitié de la circonférence de la tête, ce qui n'a pas lieu chez d'autres Oiseaux, exceptés Phalacrocoracidés et Alcidés. De même, l'extrémité proximale du radius des Tubinares présente, elle aussi, des traits caractéristiques. Le diamètre de sa tête est grand par rapport à celui du col, et il en résulte que le passage de la tête au col prend la forme de saillie avec une tête raccourcie. D'une façon générale, cette partie du radius ressemble à un clou ou une vis dont la tête, un peu assymétrique, présente une surface concave.

Grâce à ces caractères de la structure des os de l'avant-bras et du fait que l'aile des Tubinares s'étend plus que celle d'autres Oiseaux, au moment de l'extension complète de l'articulation du coude, la tête du radius arrive non seulement à s'élever pour s'installer en «selle» sur la surface articulaire du cubitus, mais la dépasse et loge sa saillie dans la rainure formée par la trochlée humérale et la facette de la selle située du côté du coude (bord proximal de la selle). En plus, l'extrémité proximale du radius passe par le ren-

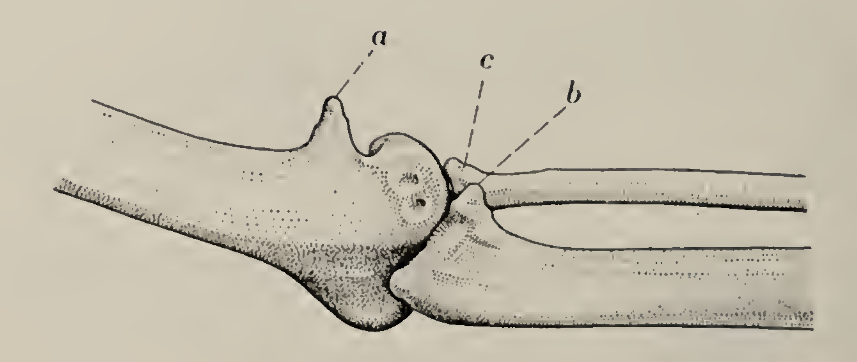


Figure 7. *Puffinus griseus.* Articulation du coude au moment de l'extension maxima. *a* tuberculum superius; *b* processus lateralis ulnae; *c* l'éminence de la tête du radius.

foncement sellaire de la surface articulaire, provenant de la forme des surfaces articulaires des extrémités tant proximale que distale des deux os de l'avant-bras.

Par ce mouvement, la saillie de la tête du radius passe en arrière de l'apophyse glénoïdienne externe. Dans une telle position, le radius est maintenu en place par les muscles entépicondylo-radialis sublimis et profundus, non seulement ces muscles approchent le radius du cubitus, mais encore les points de leur fixation empêchent la supination spontanée du radius. Le radius, après avoir atteint cette position, ne peut plus se déplacer dans la direction distale, car l'éminence de sa tête vient buter contre le bord de la «selle» situé du côté du coude et contre le bord proximal de l'apophyse glénoïdienne externe.

En même temps la tête du radius ne peut s'installer dans la «selle» de la surface articulaire du cubitus, car ceci nécéssite la supination de l'os entier et son éloignement du cubitus, déplacements empêchés par la contraction des muscles mentionnés. Lorsque le radius est immobilisé par rapport au cubitus, la flexion de l'articulation du coude devient impossible par suite des raisons expliquées.

La libération du radius commence, de toute évidence, avec le relâchement des muscles l'approchant du cubitus, après quoi il est mis en supination par la contraction du muscle ectépicondylo-radialis. En même temps, sa tête est poussée sous l'action de la trochlée au travers de la surface articulaire sellaire du cubitus. Tels sont les traits généraux, du mécanisme fixant l'articulation du coude des Tubinares que nous avons étudiés. Il est diffi-

cile d'affirmer, si ce mécanisme existe chez tous les Oiseaux de ce groupe et seulement dans ce groupe. Une réponse pourra être donnée après des recherches supplémentaires menées sur une plus vaste échelle. A l'heure actuelle, nous pouvons seulement présumer que la réponse positive sera trouvée pour de nombreux Tubinares, et peut être certains autres Oiseaux adaptés à un planement prolongé, par exemple le Gypaëte et les Frégates.

En conclusion, disons quelques mots du rôle du mécanisme immobilisant l'articulation du coude dans le système général des fonctions de l'aile. Il est évident, que la force de la résistance frontale lors du planement dynamique et du glissement avec les ailes maintenues rigides, tend, premièrement, à rejetter l'aile entière en arrière, c'est-à-dire de ramener le squelette de l'aile vers une position parallèle à l'axe longitudinal du tronc. Deuxièmement, l'humérus étant fixé, de fléchir l'aile dans l'articulation carpo-métacarpienne et en même temps d'étendre le coude. Il pourrait sembler qu'avec une telle disposition des forces, le mécanisme fixant l'articulation du coude est superflu. La réalité, cependant, est tout autre: en effet les mouvements du carpe sont coordonnés avec ceux, qui ont lieu dans l'articulation du coude. Par conséquent, la force fléchissant l'aile dans l'articulation carpo-métacarpienne doit la fléchir également dans le coude. Ainsi le mécanisme que nous venons d'étudier, tout en fixant l'articulation du coude, limite en même temps les mouvements du carpe, ce qui facilite le travail des muscles, dont la fonction consiste à maintenir l'aile déployée à l'extrême. Par conséquent, le mécanisme fixant l'articulation du coude contribue, en dernier lieu, à la solidité de toute la surface portante de l'aile fixée directement au squelette, tout en économisant au maximum l'énergie musculaire. Toutefois, la stabilisation complète de l'aile ne saurait être atteinte par cette voie, car le squelette ne subissant pas de flexion, ne peut pas empêcher les vibrations et la déformation de la membrane propatagiale antérieure de l'aile. Or, la stabilité de cet appareil est indispensable, car c'est elle qui détermine son efficacité dans la sustentation. On a réussi à établir que la stabilisation du propatagium est assurée par l'appareil musculaire et tendineux, les ossifications sésamoïdes, et l'apophyse unciforme de l'humérus. Toutefois, nous ne donnons pas ici la description de la structure et des fonctions de tout cet appareil, car ce serait dépasser de beaucoup le cadre du sujet traité.

Démonstration d'un modèle structural de la plume

MANFRED REICHEL

Bâle

Ce modèle, exposé au Muséum d'Histoire naturelle de Bâle à l'occasion du Congrès, représente, agrandie 400 fois, une très petite partie – environ 1,2 mm^2 – d'une rémige de Pigeon. Il comprend un tronçon de rachis et deux barbes externes sectionnées à 1 mm de leur point d'attache. La partie représentée est située à 3,3 cm de l'extrémité distale de la 8e rémige primaire droite d'un Pigeon colombin (*Columba oenas* L.).

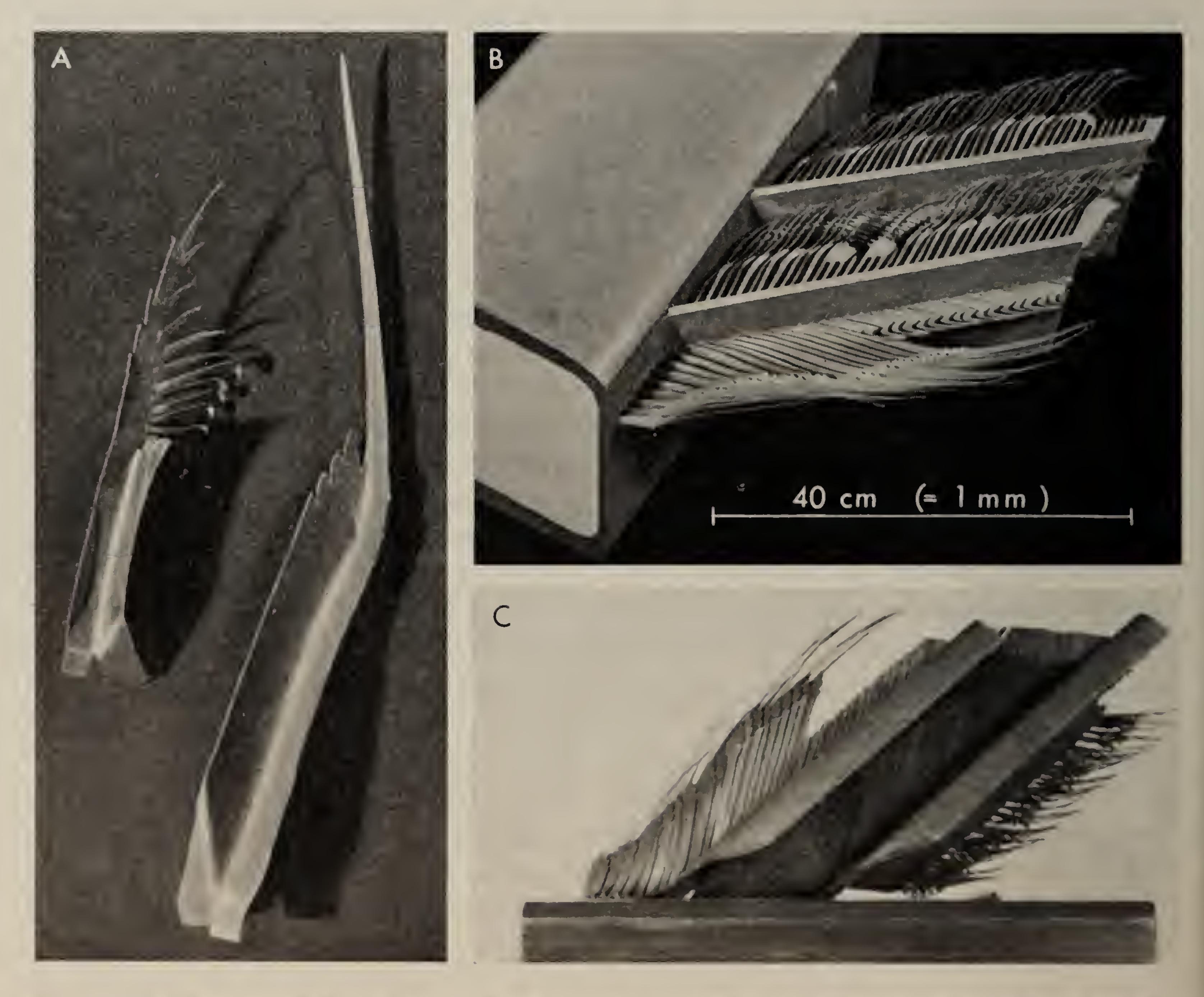


Figure 1. *A*. Barbule distale ou à crochets et barbule proximale ou lisse; longueur 15 et 26 cm, soit 0,037 et 0,065 cm sur la plume réelle. – *B*. Modèle structural de la plume vu de dessus. Barbules en partie sectionnées pour montrer l'imbrication des lamelles basales assurant l'étanchéité de la rémige. Eperons dorsaux ou butoirs des barbules lisses visibles au premier plan. – *C*. Face inférieure.

Le rachis et le corps des barbes (rami) sont construits en bois de tilleul et revêtus d'un carton lisse flexible et résistant appelé pressspan, dont on fait la couverture des cahiers d'écoliers. Un carton de même espèce, mais plus épais, a servi à la confection des barbules (figure 1 *A*). Celles-ci, découpées d'après des croquis obtenus à la chambre claire, ont été façonnées de manière à présenter dans leurs justes rapports la lame basale, l'arête dorsale, le pennulum avec ses barbicelles de même que la courbure caractéristique des barbules distales ou à crochets. Pour fixer les barbules au ramus, nous avons divisé leur extrémité proximale en deux lobes dont l'un, celui qui est dans le prolongement de l'arête dorsale,

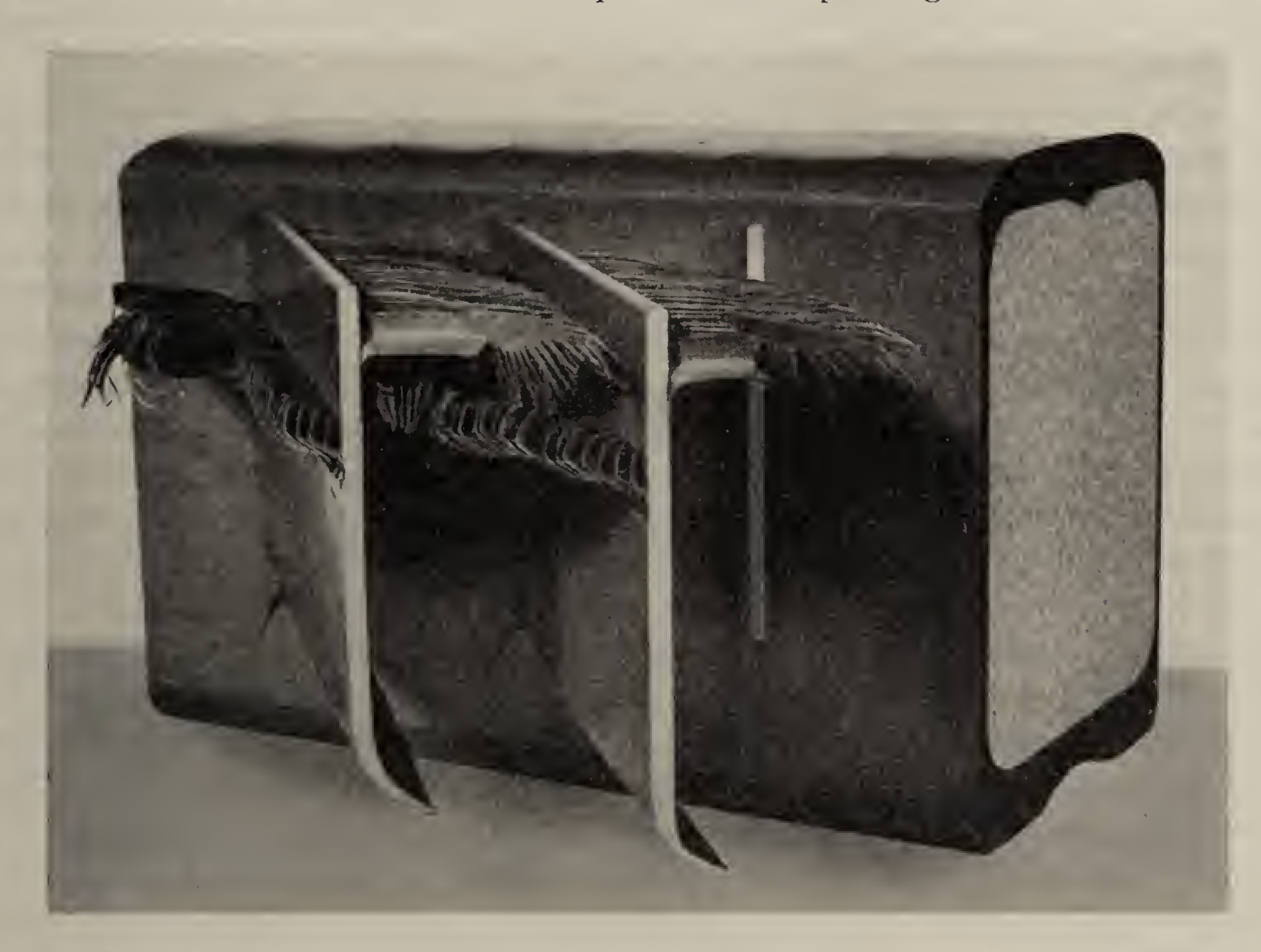


Figure 2. Modèle entier, côté droit. Coupe verticale du vexillum montrant le dispositif en T des éléments structuraux donnant à la rémige une grande résistance à la pression de l'air. Barbules à crochets superposées aux barbules lisses. Sur la section du rachis, on a tracé les contours des cellules de la moelle.

est introduit dans une petite fente verticale traversant obliquement l'épaisseur du ramus, tandis que l'autre, replié vers le bas, est cloué à sa paroi. Cette fixation empêche tout déplacement en sens vertical, mais laisse libre jeu aux oscillations horizontales, telles qu'en effectuent les barbules de la plume réelle.

Les barbes sont jointes au rachis par des lames d'acier qui leur donnent une certaine mobilité dans le sens horizontal. Ces mouvements permettent d'expérimenter le fonctionnement des grappins (mécanisme d'accrochage) qui donne aux barbes leur cohésion. En écartant les rami l'un de l'autre, on voit les grappins glisser le long des arêtes des barbules proximales et rester un instant accrochés aux butoirs de celles-ci, mais tôt ou tard lâcher prise (sans se rompre), si l'écartement continue et dépasse un certain degré. A ce moment, les barbes sont disjointes, il y a une «déchirure» dans le vexillum de la plume.

Lorsque l'on ramène les barbes dans leur position initiale, les grappins – dont le pédoncule est long et souple – balayent les crêtes des barbules proximales sans s'y accrocher et reprennent leur place dans les interstices de celles-ci, prêts à enrayer tout nouvel écartement. Comme les grappins n'agissent que dans un sens, les barbes se ressoudent plus facilement qu'elles ne se disjoignent, et tout mouvement un peu vif, imprimé à la plume parallèlement à sa surface, concourt à en réparer les déchirures. Ainsi, quand l'Oiseau secoue violemment ses ailes ou sa queue, les barbes disjointes se ressoudent (on peut le contrôler en agitant latéralement une grande rémige p. ex.). Cette propriété «réparatrice» est certainement une des plus remarquables de celles que nous offre la structure de la plume.

Le tronçon de rachis ayant les dimensions d'un petit coffre, nous en avons aménagé l'intérieur en armoire et y avons placé d'autres objets de démonstration, notamment divers types de barbules: barbules à processus dorsaux des zones de frottement, barbules à long pennulum des Hiboux, barbules dégénérées des Autruches.

Le présent modèle vise à reproduire la nature aussi fidèlement que le permettent les matériaux utilisés[1]. Il ne prétend pas apporter du nouveau dans nos connaissances sur la structure de la plume qui a déjà fait l'objet de travaux détaillés dont le plus important est celui de H. Sick (1937). Notre but a été uniquement didactique. Il nous a semblé utile de pouvoir démontrer à l'aide d'un modèle mobile et de grandes dimensions l'admirable agencement des éléments structuraux les plus fins d'une rémige, de ceux qui ne peuvent se voir qu'au microscope ou à la loupe binoculaire et qui confèrent à la texture de cet organe de vol sa résistance, sa cohésion et son étanchéité.

Ebauché en 1946 à l'occasion d'un cours sur le vol des Oiseaux, ce modèle reçut sa forme définitive en 1950, au Laboratoire de Zoologie de l'université de Bâle, où il fut exécuté sous notre direction par le préparateur T. Schweizer, aidé pour le découpage par Mme Cullen-Sager, alors assistante. Nous tenons à remercier ici le professeur Portmann du bon accueil qu'il a réservé à notre entreprise.

[1] D'autres matières, telles que le «plastic», pourraient être utilisées avec avantage pour reproduire la forme des barbules avec plus d'exactitude.

Weight, Wing Area, and Skeletal Proportions in Three Accipiters

Robert W. Storer
Museum of Zoology, University of Michigan

It is a well known mathematical concept that in objects of similar shape, surface and volume do not increase directly with linear proportions. Surface area increases as the square of linear proportions, and volume (or weight) as the cube of linear proportions. In order to test whether or not the proportions of several closely related birds conform with these rules, I have chosen to study three North American forms of the genus *Accipiter*. These forms, *Accipiter striatus velox*, *A. cooperii*, and *A. gentilis atricapillus*, are similar in shape and habits. Owing to the fact that the females are considerably larger than the males, these birds form a series of size groups ranging in weight from 100 g (males of *velox*) to 1100 g (females of *atricapillus*). The relatively large difference in size between the sexes is of particular value in that it permits us to compare differences between species with differences within species.

For linear proportions I used skeletal material (26 skeletons of *velox*, 29 of *cooperii*, and 21 of *atricapillus*) in which the two sexes were almost equally represented. Weights (in grams) for 167 birds were used. Data on wing area were unfortunately few. Thirteen examples of each of the two smaller forms and one of each sex of *atricapillus* were measured. The areas were determined by spreading one wing of a bird to its full extent and tracing its outline. These tracings were then gone over twice with a planimeter, which measured the area directly. Measurements in the two smaller species were made on wings of freshly killed birds and mummified wings which were relaxed in moist sand. Tracings of wings of *atricapillus* were made available by the courtesy of E. L. Poole from birds taken in Pennsylvania and used in his study of weights and wing areas of North American birds (1938). The paucity of data on wing area in the last species must be remembered in interpreting the results which follow.

Figure 1*A* shows the relation between the combined total lengths of the wing elements (humerus, ulna, carpometacarpus, and two phalanges of digit two) and weight. Plotting the results logarithmically permits testing whether or not an exponential relationship exists between these linear measurements and weight. If the species are of similar shape (or proportions), we would expect that the six points on the graph would fall along a straight line with a slope of one to three, the one representing the linear function and the three, the cubic function. The line with this slope drawn as nearly through these points as possible shows that there is a quite remarkable agreement in this respect.

Figure 1*B* shows the relationship between the area of the wing and the weight. Here,

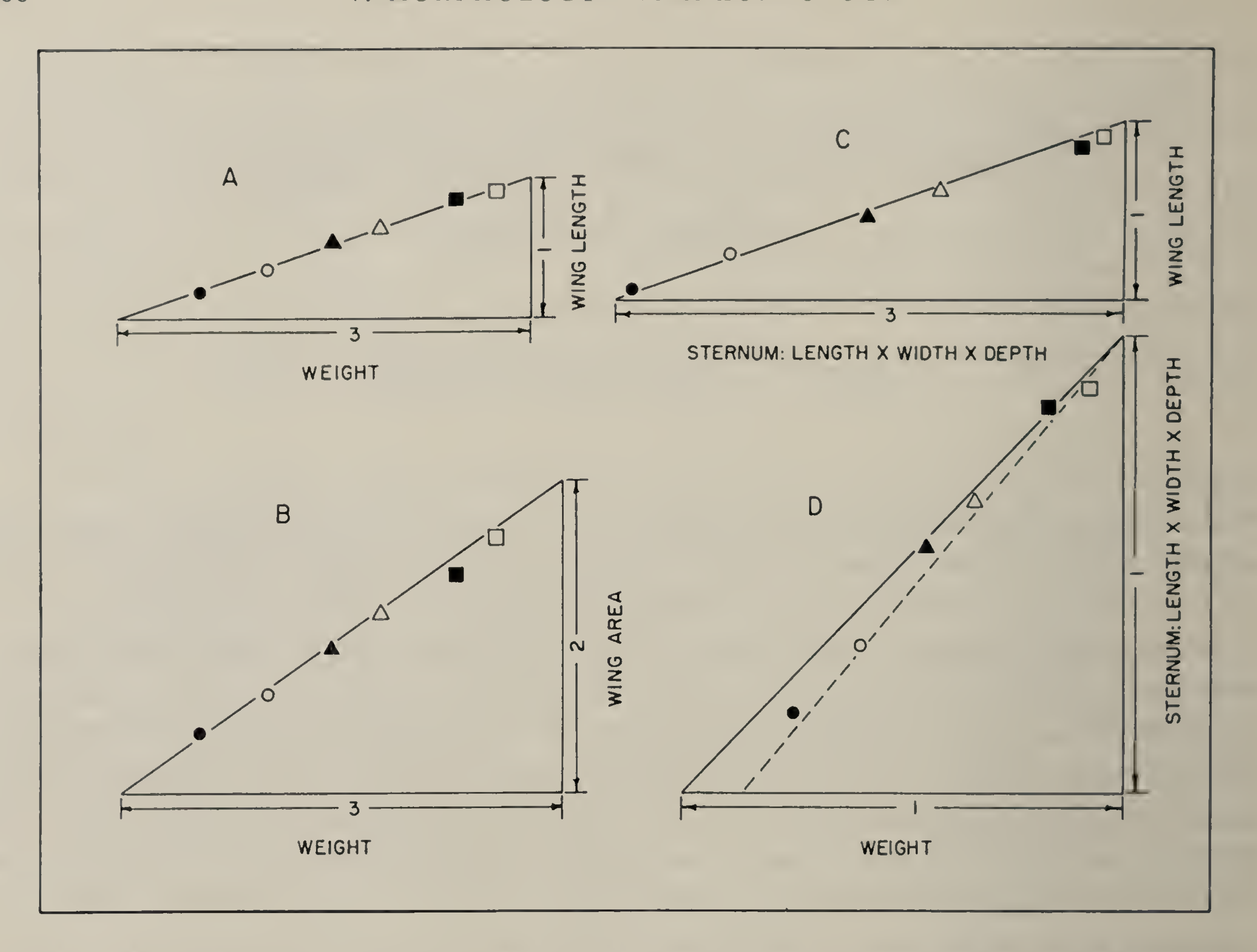


Figure 1. – Measurements of three accipiters plotted logarithmically to test the exponential relationship between (*A*) wing length and weight, (*B*) wing area and weight, (*C*) wing length and muscle mass (as expressed by the product of the "length", width, and depth of the sternum), and (*D*) muscle mass and weight. Circles, *Accipiter striatus velox;* triangles, *A. cooperii;* squares, *A. gentilis atricapillus.* Solid symbols, males; open symbols, females. The data from which these graphs were plotted are given in Table 1.

the expected slope of a line connecting the points is two to three, the square versus the cubic function. The agreement between the two smaller forms, *velox* and *cooperii*, is rather good; the disagreement in the case of *atricapillus* may not be significant because each point is based on a single measurement of wing area.

Since in birds of similar shape but different size, the wing area is proportional to the square and the weight to the cube of the length, it is apparent that with an overall increase in length, weight will increase more rapidly than wing area. In other words, the wing loading, expressed as weight per unit area, will increase. In the case of the accipiters, an increase in wing loading from 2·40 to 5·75 g per square centimeter occurred from the male *velox* to the female *atricapillus* (see Table 1).

On Figure 1*C*, I have plotted the combined length of the wing elements against the product of the "length", width, and depth of the sternum. The "length" was taken as the length of the line of attachment of the ribs, the width as the greatest width at the anterior end, and the depth as the depth of the keel measured from the inner side of the anterior margin of the bone. This product is used as an index – but of course not an actual measurement – of the volume of the muscles used in flight. In this figure, the

TABLE I

Means of Measurements of Three Forms of the Genus *Accipiter*

	A. s. velox		*A. cooperii*		*A. g. atricapillus*	
	males	females	males	females	males	female
Total length of wing (in millimeters)	140·5	167·9	204·3	232·9	297·1	315·0
Sample size	9	12	9	10	7	8
Wing area (in square centimeters) .	411·6	559·8	803·6	1064·2	1462·2	1976·4
Sample size	5	8	3	10	1	1
Weight (in grams)	98·8	171·4	294·9	440·6	818·4	1136·8
Sample size	42	37	24	29	14	21
Sternum "length" × width × depth (in cubic centimeters)	3·05	5·28	11·44	16·81	36·55	41·15
Sample size	11	13	15	12	10	11
Wing loading (in grams per square centimeter)	2·40	3·06	3·67	4·14	5·60	5·75

agreement with the expected straight-line relationship is rather close, although the slope appears to depart from the expected one to three.

Since in contrast, the slope of the line through the points in Figure 1*A* agrees well with the expected slope, I have plotted the weights of the birds against the product of the three measurements of the sternum (Figure 1*D*). Here, it is quite apparent that the three to three (one to one) relationship is not strictly adhered to. Actually the index of flight-muscle mass increases in proportion to weight from the smallest to the largest form while the ratio of weight to wing length and wing area remains in the expected relationships.

In his discussion of flight, D'Arcy Thompson (1942) has concisely presented the relationship between velocity and size. Assuming, as is the case of the accipiters, that the form of two birds is similar, the larger must fly faster than the smaller in order to remain in the air. The velocity can be shown to vary approximately as the square root of the length, that is, one bird twice the length of the second must have a minimum flight speed $\sqrt{2}$ or 1·414 times greater than that of the second. Further, the capacity to do work (which can be expressed as muscle mass) is proportional to total weight times velocity or thus to length to the 3 ½ power.

On theoretical grounds then, it will be seen that the muscle mass (for flight) must increase faster than the rest of the bird. That it does is indicated by Figure 1*D*. If this relationship is valid, the points on this graph should lie on a line with a slope of 3 ½ to 3. The dashed line with this slope shown on Figure 1*D* more nearly fits the points than does the line with the slope of one to one. What now must be done is to dissect out and weigh the pectoral muscles. In this way a much more accurate figure for the capacity to do work can be obtained. It will also be of interest to weigh other parts of the birds to determine which are reduced at the expense of the pectoral muscles. To date, all that I have been able to determine in this regard is that the tarsometatarsus, and to a lesser extent the tibiotarsus, are relatively shorter in the larger forms.

I believe that the data which I have presented suggest that the expected exponential relationships between wing length, wing area, and total weight exist in this group of hawks. Furthermore, in comparing other species of hawks within the same size range, significant departures from these relationships will probably be found to be expressions of important adaptive differences.

REFERENCES

POOLE, E. L. (1938): *Weights and Wing Areas in North American Birds.* Auk *55:* 511–517.
THOMPSON, D. W. (1942): *On Growth and Form,* Vol. 1. Cambridge.

VI.

SYSTEMATICS AND SPECIATION

SYSTEMATIK UND ARTBILDUNG

SYSTÉMATIQUE ET GENÈSE DES ESPÈCES

See also:

Facteurs écologiques et spécificité parasitaire

JEAN G. BAER
Neuchâtel

Il est généralement admis que les Cestodes d'Oiseaux présentent à l'égard de leurs hôtes un degré de spécificité élevé et que chaque groupe d'Oiseaux possède sa faune particulière de ténias. Il serait, par conséquent, possible, théoriquement, d'en déduire une évolution parallèle des parasites et des hôtes et découvrir, éventuellement, des relations phylogéniques entre les hôtes eux-mêmes.

Des ectoparasites tel les Mallophages passent toute leur existence, de l'œuf à l'adulte, sur le même hôte; en comprend donc que cet isolement soit favorable à la spécificité parasitaire ainsi que l'a démontré CLAY (1950), d'autant plus que le transfert des Mallophages d'hôte à hôte ne peut se produire que par contact, ou, plus rarement, par transport accidentel de la part d'un autre Insecte. Des relations étroites se créent ainsi entre Mallophages et leurs hôtes et l'on conçoit que les parasites puissent être ségrégés, écologiquement, sur la tête ou sur les ailes, la texture des plumes de ces régions constituant, en quelque sorte, le biotope du parasite.

Parmi les entoparasites, les Cestodes d'Oiseaux possèdent, toutefois, un cycle évolutif compliqué par la présence d'une forme larvaire, se trouvant chez un hôte intermédiaire, qui devra être, lui, mangé par l'Oiseau afin que la larve puisse se transformer en Ver adulte. Il doit, par conséquent, exister entre l'hôte intermédiaire et l'hôte définitif une relation écologique sans laquelle le cycle évolutif ne pourrait s'accomplir normalement. On observe, toutefois, que des Oiseaux, appartenant à des ordres différents, mais qui vivent dans un même biotope et disposent, par conséquent, d'une seule source de nourriture, n'hébergent que les ténias caractéristiques de leur ordre respectif. On peut, évidemment, supposer que dans ce cas, l'alimentation sélective que pratiquent les Oiseaux, favorise une sorte de ségrégation des hôtes intermédiaires porteurs des larves de ténias. Toutefois, même expérimentalement, il n'est pas possible d'infester un Oiseau donné avec des larves de Cestodes appartenant à un autre groupe d'espèces que celui caractéristique pour cet hôte. On en vient ainsi à la conclusion qu'il existe une barrière biochimique, située probablement au niveau de l'intestin, qui assure une sorte d'inhibition différentielle du développement des larves de Cestodes. Nous admettrons donc que la spécificité parasitaire des ténias d'Oiseaux dépend de deux facteurs principaux, l'un de nature écologique et l'autre de nature biochimique.

Au cours d'une révision des Cestodes de la famille des Tétrabothriidés que nous venons de terminer (1954), nous avons été conduit à des conclusions permettant de préciser ce problème de façon particulièrement nette. Ces ténias parasitent essentiellement des Oiseaux de haute mer et plus spécialement, les Sphénisciformes, Procellariiformes, Pélécaniformes, Gaviiformes, Lari et Alcae.

Les caractères spécifiques des espèces reposent surtout sur la structure de l'atrium génital et il nous a été possible d'établir l'existence de quatre types morphologiques de ceux-ci. D'autre part, nous avons pu nous convaincre que trois de ces types d'atrium peuvent être dérivés du quatrième, soulignant ainsi l'existence de trois directions évolutives distinctes. Nous avons, en outre, observé que les espèces des Tétrabothriidés sont très spécifiques et inféodées à un groupe d'hôtes déterminé.

Il est ainsi devenu possible d'établir un arbre évolutif de toutes les espèces des Tétrabothriidés et de constater que celui-ci se superpose, à quelques détails près, sur l'arbre présumé des hôtes et que Sphénisciformes, Procellariiformes et Pélécaniformes paraissent être issus d'une souche commune d'ancêtres. D'autre part, l'étude des quatre espèces hébergées par les Lari fait ressortir que celles-ci appartiennent à deux groupes qui sont, morphologiquement, spécialisés. Nous avons été conduit à admettre que les parasites des Lari sont, en ce qui concerne ces Oiseaux, des acquisitions relativement récentes à partir de Cestodes vivant originellement dans l'intestin de Pétrels ou de Frégates.

Le cycle évolutif des Tétrabothriidés est encore inconnu et aucune forme larvaire n'a jamais été observée chez un Invertébré marin. Toutefois, d'après la nourriture des hôtes, on constate qu'il existe, chez tous, un élément commun, à savoir les restes de Céphalopodes. La réalisation du cycle évolutif de Tétrabothriidés ne peut se produire que dans des conditions où l'hôte intermédiaire puisse absorber les œufs du Ver adulte, expulsés avec les déjections des Oiseaux; ou la larve se forme chez cet hôte intermédiaire et où ce dernier est à son tour mangé par un Oiseau appartenant au même groupe que le premier. On conçoit facilement qu'il est nécessaire que soit assurée une certaine permanance des conditions écologiques pour qu'un cycle soit bouclé dans de pareilles conditions. Or nos recherches semblent démontrer que ces conditions sont satisfaites seulement lorsque les Oiseaux nichent et que les colonies deviennent, par conséquent, relativement sédentaires sur une île. En examinant, par exemple, la répartition des espèces de ces Cestodes chez les Procellariiformes, nous avons observé que les hôtes appartenant à des espèces différentes mais qui nichent dans les mêmes îles, hébergent les mêmes espèces de Tétrabothriidés. Ajoutons encore, qu'il semble que le cycle évolutif des Tétrabothriidés soit lié à des hôtes intermédiaires vivant dans les eaux polaires ou dans les eaux tempérées. Leur absence présumée des eaux chaudes, tropicales, paraîtrait indiquée par l'absence également de ces Cestodes chez les Phaétontidés dont l'écologie est justement liée à ce milieu.

Les Tétrabothriidés, comme la plupart des Cestodes, sont hermaphrodites et autofécondants, leur spéciation échappe, par conséquent, au mécanisme habituel de l'hybridation. Les lignées évolutives que nous avons pu mettre en évidence montrent, nettement, que les espèces sont sympatriques et qu'elles ont donc pris naissance à la suite de mutations. Par contre, l'origine des espèces parasites des Lari est allopatrique et, par conséquent, la présence de Tétrabothriidés chez ce groupe d'hôte n'implique nullement sa parenté phylogénique avec les Procellariiformes ou les Pélécaniformes, mais seulement une parenté écologique, du moins, à l'origine.

Clay (1950) qui a étudié la faune mallophagienne de ces mêmes groupes d'hôtes, est amené à des conclusions différentes, à savoir: 1° Les Sphénisciformes hébergent deux genres de Mallophages dont la morphologie ne fournit aucun argument en faveur d'une

relation quelconque entre les Manchots et d'autres ordres d'Oiseaux; 2° Les Procellariiformes sont parasités par 15 genres qui sont, pour la plupart, propre à ce groupe et qui paraissent tous être dérivés d'un genre ancestral, commun. Deux autres genres observés chez les Pétrels se rencontrent, en outre, chez les Charadriiformes et représenteraient, pour les Procellariiformes, une infestation secondaire; 3° Les Gaviiformes et les Colymbiformes possèdent des Mallophages qui n'éclairent, en aucune façon, la parenté éventuelle de ces Oiseaux avec d'autres ordres; 4° Les Pélécaniformes, à l'exception des Phaétontidés, n'hébergent aucun genre caractéristique du groupe. Selon Clay, les Phaétontidés sembleraient devoir se rapprocher davantage des Charadriiformes que des Pélécaniformes; 5° Enfin, en ce qui concerne les Charadriiformes, il n'est pas possible de tirer de leurs Mallophages des résultats conclusifs.

On constate donc que les conclusions auxquelles est amenée Mlle Clay après étude des Mallophages, ne correspondent pas aux notres, tirées de l'étude des Cestodes. Il est inutile de chercher à savoir qui peut avoir raison, car nous pensons qu'il est beaucoup plus important de faire ressortir le fait que le biotope des ectoparasites diffère complètement de celui des entoparasites. D'après ce que l'on sait aujourd'hui de la structure des plumes, il est certain que le milieu écologique des ectoparasites a subi, au cours de l'évolution des Oiseaux, des transformations beaucoup plus profondes que cela n'a été le cas pour le milieu intérieur, c'est-à-dire le biotope des entoparasites.

Nous pensons donc que dans la règle générale les spécificités parasitaires respectives des Mallophages et des Cestodes traduisent les évolutions, rarement parallèles, de deux biotopes distincts.

BIBLIOGRAPHIE

Baer, J. G. (1954): *Révision taxinomique et étude biologique des Cestodes de la famille des Tetrabothriidae*. Mém. Univ. Neuchâtel, in-4to. *1:* 123 p., 82 figures.

Clay, Th. (1950): *A Preliminary Survey of the Distribution of the Mallophaga (Feather Lice) on the Class Aves (Birds)*. J. Bombay Nat. Hist. Soc. *49:* 430–443, 3 figures, 2 pl.

Quelques considérations sur la variabilité géographique

G. P. Dementiev
Université de Moscou

Le travail d'ensemble sur l'avifaune de l'U. R. S. S. que nous venons d'achever permet de tirer quelques conclusions théoriques qui peut-être ne sont pas dénuées d'intérêt général. Je me permets d'attirer l'attention sur quelques points concernant la variabilité dite «géographique» des espèces aviennes. Il est aisément concevable que les conditions du milieu ambiant de l'U. R. S. S., dont le territoire s'étend des régions arctiques aux subtropicales, doivent bien offrir un tableau suffisamment vaste des variations géographiques des espèces largement répandues (morphologie, physiologie, écologie).

Nous ne prétendons pas opérer une mise au point de tous les faits multiples, d'interprétation parfois contradictoire ressortant de toutes nos recherches. Nous nous bornerons ici à un bref exposé d'un cas particulier, mais typique. Il est à noter que la spécifité et la variabilité des réactions des Oiseaux faisant partie de différents groupes taxonomiques (genres, espèces, etc.) rendent difficiles les généralisations. C'est pourquoi nous avons pris comme objet immédiat de notre communication une seule espèce. Elle est largement répandue et bien étudiée. C'est le Faucon pélerin, *Falco peregrinus.* Sa distribution géographique presqu'universelle, sa large répartition en U. R. S. S., enfin la grande variabilité géographique de cet Oiseau rendent cette espèce bien intéressante pour les études taxonomiques d'ordre général. Nous avons fixé notre attention sur trois sous-espèces (formes géographiques) de *Falco peregrinus: F. p. leucogenys* Chr. L. Brehm des régions nordiques, *F. p. brevirostris* Menzbier des zones tempérées de l'U. R. S. S. et *F. p. babylonicus* Sclater habitant le Turkestan.

La caractéristique des Oiseaux en question est la suivante:

F. p. leucogenys (synonymes: *coeruleiceps* Stegmann, *harterti* Buturlin). Essentiellement migrateur. Aire de nidification (comprise entre la fin du mois de mai et septembre): zones de Toundras arctiques, de Toundras boisées eurasiatiques; îles de l'Océan Glacial (se rencontre jusqu'à 75° 30′ N., île de Markham, etc.). La limite méridionale de distribution reste à préciser, mais cet Oiseau nidifie certainement vers le 64° N. en Sibérie. Les lieux d'hivernage (compris entre la fin d'octobre et le commencement d'avril) sont situés entre les bords de la Mer Noire (parfois ceux de la Méditerranée) et de la Mer Caspienne (surtout au Sud), l'Afrique N. E., la Perse, le Turkestan. L'Oiseau se rencontre en hiver en Chine, en Indochine, aux Indes. La zone de migration (passage d'automne surtout en septembre, passage de printemps en avril et au commencement de mai) relie les lieux de nidification à ceux d'hivernage. Biotopes quoique différents, mais uniformes en principe: *F. p. leucogenys* habite des localités ouvertes, même au passage (on le rencontre alors surtout dans les vallées des grands fleuves, sur les bords maritimes, etc.). Il est à noter que les lieux préférés d'hivernage de cet Oiseau que nous avons étudiés au

sud de la Mer Caspienne ressemblent beaucoup aux lieux de sa nidification dans le nord; le faucon se trouve ici avec les mêmes espèces aviennes qui lui servent de nourritures en été (Canards, Echassiers, Mouettes). La sous-espèce paraît ainsi conservative quant à l'écologie. L'Oiseau peut être considéré comme sténothermique (malgré son séjour estival dans le nord; la température moyenne dans ses quartiers de nidification en juillet est de 8° à 12° C environ, dans ses quartiers d'hivernage en décembre de 0° à 8° C; l'amplitude des différences est ainsi bien restreinte).

Tout autre est la distribution de *F. p. brevirostris*. L'Oiseau est sédentaire ou n'effectue que des déplacements limités ou accidentels; au cours de ses déplacements, il ne dépasse pas les limites de son aire de nidification. Cette dernière occupe à peu près toute la zone boisée de l'Europe orientale et de l'Asie entre 50° et 60° N. Les déplacements saisonniers ne sont point influés par les changements de température (ils commencent tôt en automne ou déjà en août; les Oiseaux réapparaissent dans les quartiers de nidification vers la fin de mars ou le commencement d'avril). Cette sous-espèce paraît être beaucoup plus eurytherme que la précédente (la température moyenne en juillet dans la zone de reproduction est de 16–20° C environ; en janvier elle est de 12 à 20° au dessous de zéro, l'amplitude des différences est ainsi très considérable). Quant à la distribution biotopique, en été l'Oiseau préfère les régions boisées, en hiver les localités ouvertes, surtout aux environs des habitations humaines (les grandes villes y compris). Si *leucogenys* niche sur le sol, *brevirostris* le fait surtout sur les arbres (mais aussi sur les rochers, etc.).

Enfin, *F. p. babylonicus* habite, en U. R. S. S., le Turkestan, atteignant le Thian-Chan Central et Alataou de Talass au nord, la Turcomanie au sud. Cet Oiseau émigre pour l'hiver des parties septentrionales de son aire de nidification et atteint les Indes; mais en Turcomanie il est sédentaire. Il y fait tout de même des déplacements verticaux, en quittant en automne les montagnes où il nidifie. C'est ainsi que l'Oiseau devient assez commun dans les plaines de Turcomanie vers la fin d'octobre – commencement de novembre; les Faucons quittent d'ailleurs leurs territoires de nidification dans les montagnes assez tôt, vers la fin d'août; ils y réapparaissent au commencement d'avril ou dans les derniers jours de mars. Le changement saisonnier de biotope, comme dans le cas de *brevirostris*, est frappant. Ce Faucon est sténothermique et thermophile (température moyenne dans son aire de nidification est en juillet de 28° C environ; celle d'hiver – en janvier – de 4° à 8° C).

La caractéristique morphologique générale de *Falco peregrinus* est bien connue. Nous nous permettons toutefois d'en relever quelques points. *F. p. leucogenys* et *F. p. brevirostris*, malgré les différences biogéographiques et écologiques que nous venons de signaler, sont très ressemblants quant à leur aspect extérieur. Tous les deux appartiennent au groupe nordique de grands Faucons «gris» (aux parties dorsales). *Leucogenys* est en général plus pâle et moins tacheté que *brevirostris*. Les dimensions de ces deux races sont pratiquement identiques: la longueur d'aile ches les mâles *leucogenys* (28) est de 305 à 330 mm (M. 314,4 mm), chez les femelles (51) de 350 à 378 mm (M. 357,1 mm); la longueur d'aile chez les mâles *brevirostris* (23) varie de 294 à 334 mm (M. 313), chez les femelles (21) de 343 à 375 mm (M. 356,6 mm). La longueur totale moyenne chez les mâles est de 420, chez le femelles 490 mm, l'envergure 910 et 1140 mm; le poids des mâles varie de 674 à 740 g, celui des femelles de 1000 à 1300 g. Les proportions ana-

tomiques étudiées par Stegmann (1929), Judin (1950) et d'autres nous démontrent une grande ressemblance des deux races en question (longueur relative des doigts, des ailes, de la queue, etc.).

La troisième sous-espèce – *babylonicus* – présente plusieurs particularités morphologiques importantes. La coloration de cet Oiseau est très pâle, avec beaucoup de roux – il appartient au groupe méridional (plutôt peut-être méditerranéen) des Faucons pélerins. Les dimensions sont faibles: la longueur d'aile chez les mâles (14) est de 274 à 302, chez les femelles (23) de 312 à 338 mm, valeurs moyennes respectives 283,7 et 323,1 mm. La longueur totale moyenne chez les mâles est de 360, chez les femelles de 420 mm; l'envergure 860 et 990 mm; le poids de deux mâles varie de 350 à 380 g, de deux femelles de 615 à 765 g. Pour les proportions anatomiques il faut noter les suivantes: la différence en longueur du premier et troisième doigt est moindre (comparativement à ses congénères nordiques, l'Oiseau se nourrit de proies plus petites), la queue est plus courte, mais les ailes sont plus longues, etc. Les qualités locomotrices de cette sous-espèce atteignent ainsi le niveau le plus élevé.

Ce fait était bien connu des anciens fauconniers et fut révélé au XIIIe siècle par Marco Polo. Ces qualités locomotrices supérieures trouvent leur expression en d'autres caractères morphologiques: la facette coracoïdale *sulcus articularis coracoidei* est plus enfoncée, la crête sternale plus accentuée, les coracoïdes relativement grands, etc. Du reste, les détails de morphologie comparée et fonctionelle de ces Faucons ainsi que leur physiologie présentent toujours un problème intéressant à résoudre.

On pourrait ajouter que le poids relatif du cœur chez les Faucons nordiques est haut, il varie de 15 à 17 $^{0}/_{00}$ environ; la température du corps chez les adultes est de 42° à 42,5 °C. L'existence de différences raciales de métabolisme, surtout ayant rapport aux processus d'oxydation, est à présumer en jugeant d'après les particularités de coloration mentionnées. Enfin, les différences de la répartition saisonnière des Oiseaux en question, celles au cours du cycle reproductif indiquent l'existence de certaines particularités des rythmes physiologiques internes d'activité hypophysaire, ainsi que de la sensibilité des photorécepteurs stimulant les gonades.

Dans le domaine écologique (tout comme dans la morphologie) chaque espèce avienne (et autre) présente deux catégories de caractères différents: les uns relativement constants ou stables (dans l'évolution historique, passée ou future de l'espèce), les autres variables. Les premiers caractérisent l'espèce, les seconds ses sous-espèces (races géographiques). Ils reflètent l'influence des conditions du milieu ambiant ainsi que le degré de variabilité de l'espèce en question. Chez les Faucons, qui nous occupent, les variations écologiques géographiques comprennent la distribution géographique, saisonnière et biotopique (voir plus haut). Quant au cycle reproductif, ses éléments constants embrassent l'âge de la maturité sexuelle, la pariade (paires « à vie », monogamie stricte), la parade nuptiale, quelques traits de nidification (pas de construction de nid par les Faucons eux-mêmes), les détails d'incubation (participation de deux sexes, quoiqu'inégale; durée de 28 jours; commencement dès après la déposition du premier œuf), le développement post-embryonnaire (nidicoles, période de croissance de 35 jours environ, etc.). Les éléments variables du cycle reproductif comprennent la saison de nidification, quelques détails de ce processus et – jusqu'à un certain point – la fécondité.

Remarquons que les Faucons nordiques *F. p. leucogenys* capturés au passage dans les parties méridionales ou centrales de l'U. R. S. S. ont des gonades à peine développées. Pendant le temps de migration de *leucogenys*, *F. p. brevirostris* commence sa ponte. *F. p. babylonicus* nidifie à peu près dans le même temps que *brevirostris*. En somme, la ponte chez *leucogenys* a lieu vers la fin de mai ou le commencement de juin, chez *brevirostris* vers la fin d'avril ou le commencement de mai; chez *babylonicus* aussi vers les mêmes dates. L'éclosion des petits chez *leucogenys* tombe sur le début de juillet, chez *brevirostris* et *babylonicus* sur la première moitié de juin. Enfin, les jeunes *leucogenys* quittent le nid vers la mi-août, *brevirostris* et *babylonicus* vers la mi-juillet. Il semble bien que les différences mentionnées du «calendrier» du cycle reproductif forment, ainsi que la distribution géographique, une barrière physiologique entre ces races, barrière qui rend leur croisement pratiquement impossible.

Si *leucogenys* et *babylonicus* font leurs nids – le premier surtout sur le sol, le second sur les rochers – *brevirostris* nidifie de préférence sur les arbres. Il est bien connu que le nombre d'œufs par ponte varie chez les Pélerins entre 2 et 4 (rarement davantage). Les variations individuelles de ce nombre sont assez grandes. Mais toutefois le nombre d'œufs par ponte chez *F. p. leucogenys* est ordinairement de 4, rarement de 3; chez *brevirostris* de 3 ou 2, plus fréquemment de 3; chez *babylonicus* de 3 ou 2, ordinairement de 2. La tendance à l'accroissement vers le nord du nombre d'œufs par ponte peut ainsi être constatée. Il est à noter que chez les Faucons qui nous intéressent ainsi que chez les autres races de cette espèce il n'existe point de fluctuations numériques de population d'année en année; point de cannibalisme, point de «non-breeding». Tout cela peut trouver son explication dans le fait que toutes les races de *Falco peregrinus* sont essentiellement ornithophages (*babylonicus* se nourrit tout de même parfois de chauve-souris, *leucogenys* de lemmings, etc.).

C'est ainsi que contrairement aux espèces myophages le Faucon ne manque jamais de nourriture – ni pour lui-même ni pour sa progéniture. Nous avons malheureusement peu de données précises concernant la consommation de la nourriture par les Faucons, leurs besoins journaliers, la variation de ces besoins selon la saison, selon l'état physiologique de l'Oiseau (en corrélation avec ses migrations et déplacements, le cours du cycle reproductif, etc.). Nos expériences nous font penser (ces conclusions s'accordent d'ailleurs avec les dires des fauconniers et du personnel des jardins zoologiques) qu'un Faucon adulte peut bien se contenter de 150 à 200 g de viande par jour; pour *babylonicus*, d'après les dires des fauconniers turcomans, cette portion devrait être réduite d'un quart. Quant aux modes de recherche et de préhension des proies, ils sont les mêmes dans toutes les races de Faucon pélerin. Mais la vitesse du vol paraît atteindre chez *babylonicus* son maximum. La variabilité géographique du régime bromatologique se révèle surtout dans les relations d'un ordre biocénologique. Les races des Faucons ont naturellement des rapports avec les Oiseaux cohabitant géographiquement avec elles. C'est ainsi par exemple que *F. p. leucogenys*, qui se nourrit en été des Oiseaux de la toundra, en fait aussi la chasse dans les quartiers d'hiver communs. Pendant la saison de nidification *brevirostris* est attaché aux Oiseaux des régions boisées ou aquatiques, en hiver souvent aux Pigeons domestiques ou à d'autres Oiseaux des terrains cultivés. *Babylonicus*, vue ses faibles dimensions, s'attaque surtout aux petits Oiseaux, les mâles pendant la saison de reproduction prennent le plus souvent des Passereaux (sensu lato).

Pour la mue: les éléments principaux de ce processus sont très constants et strictement coordonnés avec le processus reproductif. Mais la saison de la mue varie en concordance avec ce dernier. Il est bien établi que le commencement de la mue des grandes plumes est révélé premièrement par le renouvellement des rémiges primaires 6 et 7 – ce fait correspond assez exactement dans le temps à l'apparition du second duvet chez les poussins. Ce fait est constaté pour *leucogenys* dans la première moitié de juillet, pour *brevirostris* et *babylonicus* vers le milieu de juin. Ainsi c'est seulement le «calendrier» de la mue qui varie géographiquement chez *Falco peregrinus;* l'ordre de la mue, la succession des plumages, sa durée et son étendue sont invariables. Ce fait est à considérer.

Il résulte de ces études que c'est le cycle reproductif qui semble être surtout sensible aux changements des conditions du milieu ambiant. Les autres fonctions de l'organisme paraissent être moins labiles, plus stables. Enfin, il reste toujours à souligner la valeur primordiale – au point de vue taxonomie – des caractères écologiques de l'espèce, malheureusement assez négligés. Les caractères écologiques (ou «biologiques» sensu stricto) présentent pour l'avenir un vaste champ d'études.

BIBLIOGRAPHIE

DEMENTIEV, G. P., GLADKOV, N. A., *et al.* (1951): *Ptitsy Sovietskogo Soiuza,* Vol. I: 84–100 (en russe).

DEMENTIEV, G. P. (1946): *Remarques sur la morphologie fonctionnelle des Faucons.* Bull. Soc. Naturalistes Moscou (Biologie), N.S. *51:* 50–61 (en russe, avec un sommaire en français).

JUDIN, K. A. (1950): *Morphologicheskie osobeñosti adaptatii semeistwa Falconidae v sviazi s voprosami systematiki.* Sbornik statei pamiati akademika P. P. Suschkina, *1950:* 135–207 (en russe).

KATTINGER, E. (1929): *Sexual- und Subspecies-Unterschiede im Skelettbau der Vögel.* J. Orn. *77:* 41–149.

STEGMANN, B. (1929): *Zur Phylogenie und Systematik der Edelfalken.* Festschrift Hartert, J. Orn., Ergänzungsband II: 143–154.

SUSCHKIN, P. P. (1905): *Zur Morphologie des Vogelskeletts.* Nouv. Mém. Soc. impér. Naturalistes Moscou *16* (4): 1–247.

Découverte d'un Francolin particulier à la Somalie française

JEAN DORST et CHRISTIAN JOUANIN
Muséum National d'Histoire naturelle, Paris

Le sédentarisme des Francolins a permis la différenciation de nombreuses formes localisées, mais il n'est sans doute guère de meilleur exemple de cette aptitude à la ségrégation géographique que le *Francolinus ochropectus* récemment décrit par nous, espèce étroitement confinée à la forêt du Mont-Goda, en Somalie française, soit à une vingtaine de kilomètres carrés.

Il nous paraît intéressant d'examiner les caractères qui distinguent de ses plus proches parents cette espèce parfaitement définie. Nous insisterons avant tout sur la stabilité dont elle fait preuve: la similitude des cinq spécimens en notre possession frappe en effet dès l'abord. La femelle et les jeunes mâles sont pratiquement identiques aux mâles tout à fait adultes, la femelle étant toutefois de taille notablement plus faible et évidemment dépourvue d'ergots.

Au point de vue systématique, *F. ochropectus* doit être rangé parmi un groupe de Francolins dont les autres formes comprennent notamment *F. Erckeli* et *F. castaneicollis*. Par des traits communs avec chacune de ces deux dernières espèces, *F. ochropectus* permet de rapprocher celles-ci l'une de l'autre, contrairement à l'usage adopté par la plupart des auteurs récents.

Avec *F. Erckeli* (représenté par deux sous-espèces morphologiquement très voisines: *Erckeli* [Rüppell] proprement dit de l'Abyssinie du Nord, et *Pentoni* Mackworth-Praed, de l'Erythrée et de la province de la mer Rouge), *F. ochropectus* a en commun la couleur du bec (noirâtre) et des pattes (jaunâtre) et l'apparence très tachetée des parties inférieures; mais, outre une différence néanmoins sensible dans la pattern des plumes de la poitrine, les parties supérieures de *F. Erckeli* et de *F. ochropectus* sont très distinctes. Dans l'ensemble, *Erckeli* offre une pattern beaucoup moins complexe qu'*ochropectus* et que *castaneicollis*. La présence de zones marron dans son plumage est un caractère très apparent qui lui est propre.

Avec *castaneicollis* Salvadori (qui comporte de nombreuses sous-espèces répandues en Abyssinie méridionale et en Somalie anglaise), *ochropectus* offre d'incontestables ressemblances, notamment dans la pattern individuelle de chaque plume; mais l'effet produit reste cependant très différent, surtout au niveau des parties inférieures, en raison des variations relatives de l'étendue des différentes plages de couleur. De plus, *F. castaneicollis* est caractérisé, du moins chez l'adulte, par son bec et ses pattes rouge corail, par la dépigmentation de l'abdomen, et par la présence de zones rousses et châtain plus ou moins développées selon les races, tandis que *F. ochropectus* a le bec et les pattes jaune verdâtre ou noirâtre et une coloration terne ne comportant ni roux ni châtain.

A la différence d'*Erckeli* et d'*ochropectus*, *castaneicollis* est un animal très variable offrant

dans le cadre de l'espèce un polymorphisme géographique important : de toutes les races jusqu'à présent décrites, c'est la forme *kaffanus* Grant et Mackworth-Praed, propre à l'ouest de l'Abyssinie et d'ailleurs séparée d'*ochropectus* par des *castaneicollis* richement pigmentés, qui est sans doute la plus voisine morphologiquement d'*ochropectus* en raison de la réduction des plages sans pattern du dessous du corps et en raison de l'absence chez l'adulte de dessins noirs bien marqués tant sur les parties supérieures que sur les flancs. Il ne faut sans doute voir là que l'effet d'une convergence superficielle. Outre la variabilité géographique de *castaneicollis*, son plumage présente des différences selon l'âge. D'ailleurs les jeunes *castaneicollis* paraissent plus voisins d'*ochropectus* que les adultes. On pourrait donc admettre chez ce dernier le maintien d'une pattern juvénile persistant chez les individus reproducteurs.

En résumé, les trois espèces, *Erckeli*, *castaneicollis*, *ochropectus*, représentent un groupe de Francolins caractérisés par leur grande taille, la possession de deux paires d'ergots et certains traits communs de la pattern. On peut en rapprocher *F. Jacksoni* O. Grant, du Kénya, dont cependant de nombreux individus ne possèdent qu'une seule paire d'ergots.

Ces Francolins se cantonnent d'une manière générale dans les forêts semi-arides des régions relativement élevées de l'Afrique nord-orientale, où ils paraissent se remplacer géographiquement. On remarquera qu'en se déplaçant du nord au sud de l'aire de répartition de ce groupe d'espèces, la vivacité des teintes a tendance à s'accroître depuis *F. Erckeli Pentoni* jusqu'à *F. Jacksoni*. Une graduation semblable s'observe dans le nombre et le développement respectif des ergots. Mais nous attirons l'attention sur le cas de *F. ochropectus*, forme particulièrement terne, différenciée dans une forêt relicte de position excentrique.

Wirtsspezifität der Parasiten und Evolution der Wirte

Wolfdietrich Eichler

Karl-Marx-Universität, Leipzig

Die Heranziehung der Wirtsspezifität von Parasiten zur Klärung von Evolutionszusammenhängen der Wirtstiere ist nicht neu. Schon Fuhrmann, Kellogg und Fahrenholz haben den phylogenetischen Parallelismus zwischen Parasit und Wirt an zahlreichen Beispielen erhärtet. Besonders die Mallophagen erwiesen sich hierfür vorzüglich geeignet und sind deshalb auch noch in den letzten Jahren von verschiedenen Autoren zur Klärung strittiger Fragen der Klassifikation der Vögel herangezogen worden. Meine eigenen Beiträge auf dieser Ebene sind in jüngster Zeit vorzugsweise im Gedankenaustausch mit v. Boetticher entstanden. Aus unseren noch unveröffentlichten Untersuchungen erwähne ich zwei Beispiele aus den Ordnungen der Sturmvögel und der Steisshühner.

So weist die Mallophagenverbreitung der Sturmvögel insbesondere darauf hin, dass die Sturmschwalben eine eigene, recht selbständige Gruppe neben den Albatrossen, den Sturmvögeln im engeren Sinne, und den Tauchersturmvögeln bilden. Dies bestätigt die auch von J. L. Peters vertretene Ansicht, die erst neuerdings wieder von manchen Ornithologen angezweifelt worden war.

Geradezu verlockend musste es erscheinen, die verhältnismässig gut bekannten Mallophagen der *Steisshühner* unter diesem Gesichtspunkt zu überprüfen. Nach den von mir mit v. Boetticher durchgeführten, noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen ergeben die Mallophagenbefunde eine beachtliche Übereinstimmung mit ornithosystematischen Überlegungen. Ich bringe als Beispiel hieraus den Entwurf zu einer Stammbaumskizze der Steisshühner (Abb. 1).

Nicht bei allen Vogelordnungen können wir schon jetzt überblicken, wie wir ihre Mallophagenbefunde für Systematik und Evolution auswerten können. Oft ist das Material spärlich, oder es fehlen Anknüpfungspunkte an andere Gruppen. Ein mir kürzlich von *Balaeniceps rex* zu Gesicht gekommener Federling – den ich als *Abumarkub koenigi* nov. gen. et spec. in litt. demnächst anderwärts beschreiben werde – führte nicht zu der erhofften Klärung einer Storch- oder Reiherverwandtschaft des Schuhschnabels, sondern bekräftigt höchstens die selbständige systematische Stellung dieses Vogels.

Ähnliche zunächst als Unklarheiten erscheinende Fälle haben manche Autoren entmutigt, von der systematischen Durchleuchtung der spezifischen Parasiten noch neue Anregungen für die Klassifikation der Wirte zu erwarten. Hierin bestärkten vor allem auch die zum Teil verwickelten Verhältnisse bei den Helminthen. Fuhrmanns seinerzeitige Befunde an Cestoden fanden viel zuwenig Nacheiferer, da vor allem die Erwartungen, die von L. Harrison und anderen an Nematoden geknüpft worden waren, zunächst enttäuschten. Um so bemerkenswerter sind daher die neuerlichen Erkenntnisse

CAMERONS, dass (nicht nur die Bandwürmer oder Cestoden, sondern auch) die Oxyuriden und Strongyliden zur Aufhellung der Entwicklungsgeschichte ihrer Wirtstiere herangezogen werden können.

In einer ganz anderen Nematodengruppe überraschen die jüngst erzielten Ergebnisse einer parasitophyletischen Betrachtungsweise. Zwar leben die von WACHEK untersuch-

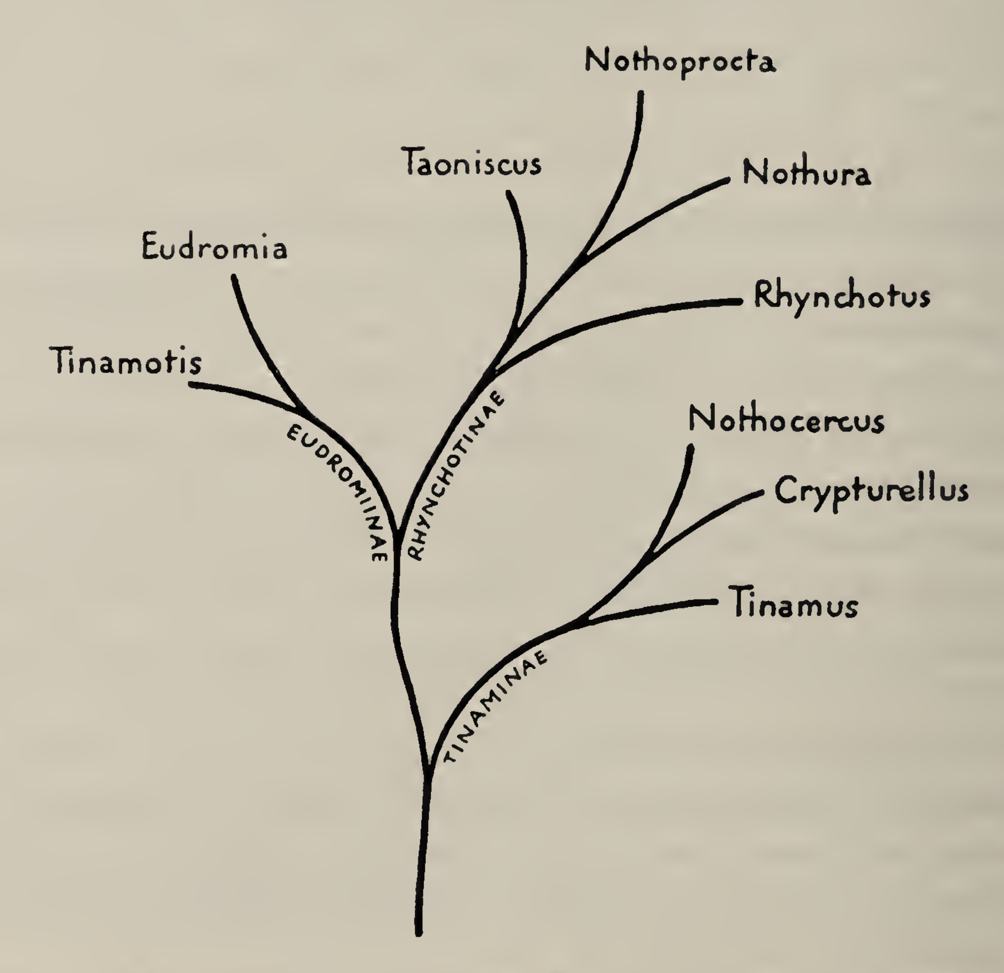


Abbildung 1. Entwurf zu einer Stammbaumskizze der Steisshühner. Nach unveröffentlichten Untersuchungen von v. BOETTICHER und EICHLER.

ten *ipidenparasitischen Nematoden* zum Teil im Mulm, so dass sie von dessen Feuchtigkeitsverhältnissen mit abhängig sind und auf diese Weise die äusseren Umweltverhältnisse mit hereinspielen – aber beim Vergleich der *Hylastes*-Arten *angustatus*, *attenuatus*, *opacus*, *ater* und *cunicularius* sehen wir, dass deren *Fuchsia*- und *Parasitylenchus*-Arten gleichgestaltet sind. Für *Parasitorhabditis* dagegen sind die wesentlichen Umweltbedingungen bei den drei erstgenannten Wirtskäfern verändert, weshalb die Larven hier halbparasitisch in den Malpighischen Gefässen leben. Dadurch ist diese Larvenform zwar modifiziert, lässt aber doch noch die Verwandtschaft zu den Enddarmlarven der beiden anderen, grossen *Hylastes*-Arten erkennen. Die adulten Parasitorhabditiden der kleinen *Hylastes*-Arten unterscheiden sich von denen der grossen *Hylastes*-Arten im Mundhöhlenbau nur quantitativ. Dagegen weichen sie im männlichen Geschlecht (dies betrifft vor allem den Männchenschwanz) stärker voneinander ab. Aus diesen Verhältnissen ergibt sich, dass die Nematodenfauna hier für eine engere Verwandtschaft der genannten *Hylastes*-Arten spricht – wobei wiederum zwischen *H. angustatus*, *H. attenuatus* und *H. opacus* ein engeres Verwandtschaftsverhältnis bestehen dürfte.

Die nematologischen Befunde der *Pityogenes*- und *Ips*-Arten liefern in ähnlicher Weise Erkenntnisse über die gegenseitigen Verwandtschaftsbeziehungen der Wirtskäferarten.

Bedeutungsvoll wird diese Argumentation vor allem in der Frage der Einreihung der Scolytininae. Zahlreiche Autoren waren auf Grund morphologischer Untersuchungen an Ipiden zu der Auffassung gelangt, dass die Scolytininae den übrigen Ipidae nur durch Konvergenz sekundär ähnlich geworden, aber nicht ursprünglich mit ihnen verwandt seien. Der Vergleich der Nematodenfaunen bringt aber den Beweis dafür, dass doch eine ursprüngliche Verwandtschaft (Entwicklung beider Gruppen aus einer Stammform) bestehen muss (wenngleich die Abspaltung der Scolytininae schon sehr früh erfolgt sein dürfte).

Die Hylesininae weisen nun ebenfalls eine eigene Nematodenfauna auf, die aber derjenigen der Scolytininae nahesteht. So ist zu vermuten, dass sich die Scolytininen und Hylesininen erst nach Abtrennung der übrigen Ipidengruppen voneinander gelöst haben.

Bei solchen Überlegungen haben wir den in der *Fahrenholzschen Regel* zum Ausdruck gebrachten rein klassifizierenden Ordnungsvergleich längst überschritten und uns die evolutionäre Betrachtungsweise zu eigen gemacht. Sie wird uns geradezu aufgezwungen, wenn wir nach Szidat die Wirtsspezifität der Cyprinidentrematoden in Beziehung zur geographischen Ausbreitung der Karpfenfische setzen oder wenn wir uns an die von Hopkins untersuchten Mallophagenspiegel der Klippschliefer erinnern. Auch hier ist eine parasitophyletische Interpretation denkbar, welche die Wirtsrassendifferenzierung mit ihrer geographischen Verbreitung korreliert (Tabelle 1).

TABELLE 1

Parasitophyletische Interpretation eines Klippschlieferhaarlingsbeispiels von Hopkins (nach Eichler, 1952)

Wirtsrasse	Procavia habessinica zelotes		Procavia johnstoni lopesi		Procavia johnstoni matschiei		Procavia johnstoni johnstoni
Wirtssymbol	*A*	→	*B*	→	*C*	→	*D*
Parasitenart	*Procavicola lopesi*		*Procavicola lopesi*		*Procavicola thorntoni*		*Procavicola thorntoni*
Parasitensymbol	*a*	+	*b*	→	*c*	+	*d*

Noch viel unmittelbarer spricht ein anderes Klippschlieferhaarlingsbeispiel an, wo nämlich *Procavicola mokeetsi* bei *Procavia capensis letabae* und der dieser benachbarten Population des *Procavia capensis coombsi* lebt, während die weiter entfernten *Procavia capensis coombsi* von *Procavicola pretoriensis* bewohnt werden. Hier erkennen wir deutlich die unmittelbare Parallele zu dem jüngst von mir mit v. Boetticher analysierten Beispiel der Verbreitungsweise der *Degeeriella*- und *Koeniginirmus*-Arten bei Raubvögeln. Der taxonomische Vergleich der Adultparasiten zeigt die Beziehung der Bussarde zu den Falken unter Isolierung von den Adlern, was wohl der Entwicklungshöhe, nicht aber den stammesgeschichtlichen Beziehungen entspricht. Die Prüfung der ontogenetischen Entwicklung dieser Mallophagenarten enthüllt die Parallele der Ontogenese des Parasiten und der Phylogenese des Wirtes (Tabelle 2).

TABELLE 2

Kopfformtypen der Raubvogel-Degeeriellinæ in ihren ontogenetischen und phylogenetischen Zusammenhängen (schematisiert nach v. BOETTICHER und EICHLER 1954).

Die Buchstaben bedeuten: *D Degeeriella*-Typ, *d* dem *Degeeriella*-Typ nahekommend, *k Kélerinirmus*-Typ, *K* extrem in der Spezialisierungsrichtung des *Kélerinirmus*-Typs gestaltet.

Wirtsgattung	AQUILA	BUTEO	CIRCUS	CERCHNEIS
Adulti	*D*	*k*	*k*	*k*
Drittlarven	*D*	*d*	*k*	*K*
Zweitlarven	*D*	*D*	?	*K*

Im Hinblick darauf, dass D–d–k–K eine Entwicklungsrichtung darstellt, verlangt das Diagramm der Tabelle 2 geradezu, in der Lesart von links nach rechts eine Entwicklungsrichtung zu suchen, was ja auch den Beziehungen der Vögel entspricht. Damit sind wir aber bei der *Szidatschen Regel* angelangt, nach welcher (nicht nur die in der Fahrenholzschen Regel formulierte systematische Gliederung, sondern auch) die Organisations-

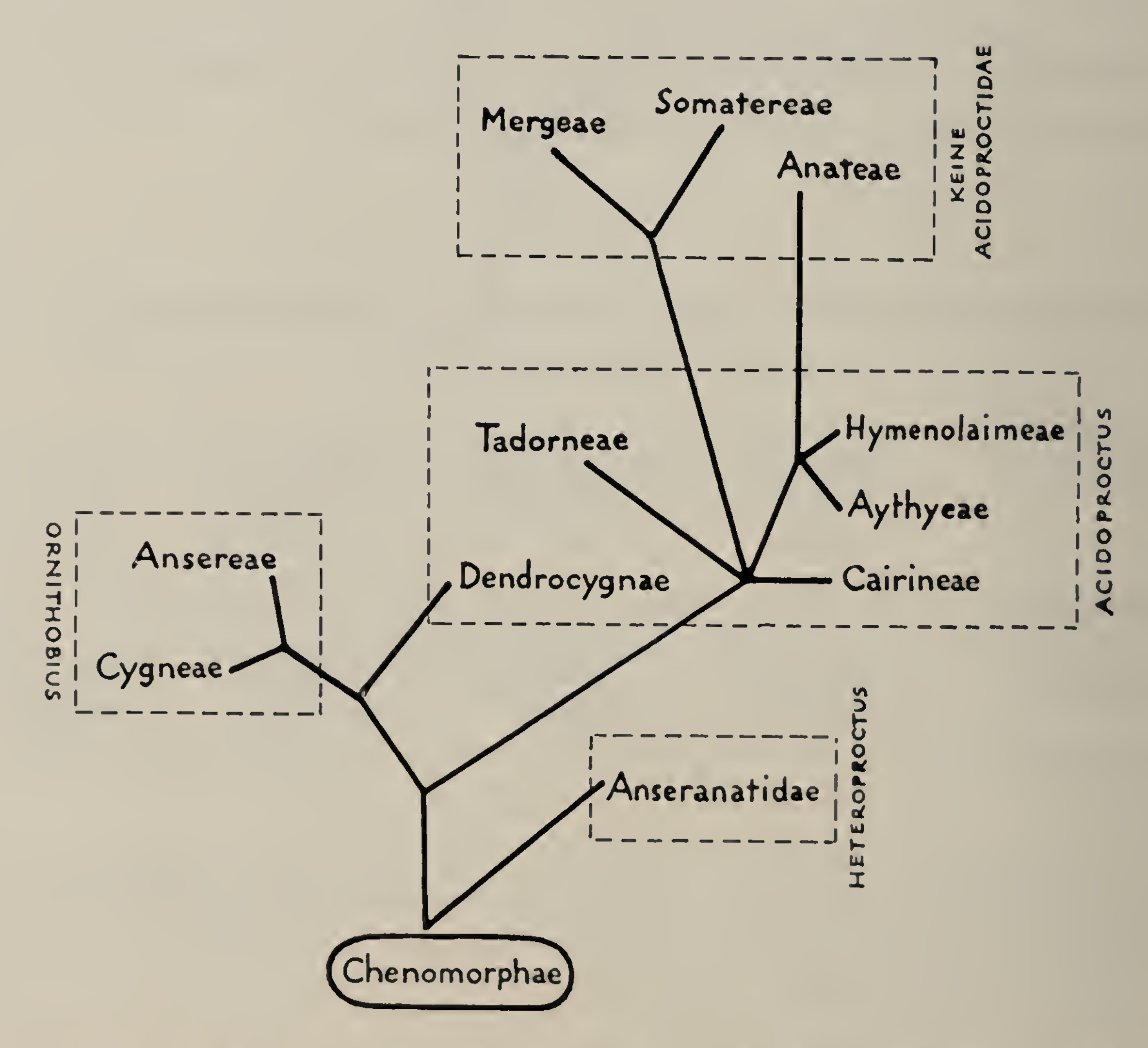


Abbildung 2. Schema der Acidoproctiden-Verbreitung der Anseres (vereinfacht nach v. BOETTICHER und EICHLER, 1952)[1]. (Für *Dendrocygnae* lies: *Dendrocygneae*.)

[1] Die Abbildung 2 der Originalarbeit von v. BOETTICHER und EICHLER, 1952, enthält einen sinnstörenden Fehler, da in der Mitte des *Acidoproctus*-Kreises die Gruppe Cairineae versehentlich nicht eingefügt worden ist. Die Einfügung der Hymenolaimeae erfolgt an dieser Stelle erstmalig – auf Grund eines mir in der Zwischenzeit vorliegenden Fundes des «*Acidoproctus gottwaldhirschi* Wd. Eichl. in litt.» bei *Hymenolaimus*. Ein einzelner mir von *Somateria* vorliegender *Acidoproctus*-Fund wurde andererseits nicht berücksichtigt, was ich bei anderer Gelegenheit noch begründen werde.

höhe von Wirt und Parasit einander parallel gehen. Szidat selbst hat hierfür eklatante Beispiele an Hand der Paramphistomidae geliefert.

Dem gleichen Prinzip begegnen wir auch noch unter einem anderen Gesichtspunkt beim Studium der Raubvogelfederlinge. *Kélerinirmus* und *Falcolipeurus* vikariieren nämlich – trotz fehlender systematischer Verwandtschaft –, indem *Falcolipeurus* auf die älteren Accipitres beschränkt ist, *Kélerinirmus* dagegen auf die jüngeren Gruppen.

Derselbe Gedankengang hat uns schon geholfen, die Verteilung der Acidoproctidae bei den Entenvögeln zu verstehen. Aber hier imponiert nicht das Vikariieren zweier verschiedener Federlingsgattungen, sondern der Ausfall einer Gattung bei den jüngsten, progressiven Gruppen (Abb. 2).

Eine solche Feststellung lenkt die Aufmerksamkeit auf die Bedeutung des «*Fehlens von Faunenelementen*» als eines Faktors des phylogenetischen Parallelismus. Auch hier ist diese Erscheinung nicht nur auf das Verhältnis von Vogelparasiten und Vögeln beschränkt, sondern Wachek beobachtete bei seinen ipidenspezifischen Nematoden eine ganz ähnliche Erscheinung. Beim Vergleich der beiden Untergattungen *Ips* s. str. und *Orthotomicus* des Genus *Ips* zeigen sich sowohl deutliche morphologische Unterschiede zwischen den Nematodenarten, deren Gattungen bei beiden Wirtsgruppen leben, wie auch eine deutliche Faunenverschiedenheit festzustellen ist. So leben zum Beispiel *Fuchsia*-Arten nur bei *Ips* s. str., während *Panagrolaimus*-Arten nur bei *Orthotomicus* vorkommen. Da – im ganzen gesehen – die Unterschiede der Nematoden beider Untergattungen grösser sind, als man auf Grund der bisherigen Gruppierung dieser Käfer erwarten müsste, gelangt Wachek zu dem Schluss, dass – nur nach der Nematodenfauna betrachtet – der Untergattung *Orthotomicus* eigentlich Gattungsrang zukommen müsste.

Die erwähnten Beispiele für die Beziehungen zwischen Wirtsspezifität und Evolution der Wirte entstammen vorwiegend den Forschungen der letzten Jahre bzw. zum Teil noch unveröffentlichten Untersuchungen. Sie demonstrieren die Leistungsfähigkeit der parasitophyletischen Methode sowohl bei Untersuchung neuer Objekte wie bei verbesserter Fragestellung. Sie zeigen insbesondere in eindrucksvoller Weise, wie sich neben der Fahrenholzschen Regel auch die Szidatsche Regel mehr und mehr durch zahlreiche Beispiele belegen lässt.

LITERATUR

In der Auswahl des Schrifttums wurden vorwiegend neuere und für die Entwicklung der Theorie der aviparasitologischen Phyletodiagnostik wichtige Arbeiten berücksichtigt. Weiteres (vorwiegend älteres) Schrifttum zu den angeschnittenen Fragen ist in den angeführten Sammelreferaten von Eichler (1948, 1951, 1952a, 1953) zitiert.

Boetticher, H. v., und Eichler, Wd. (1951): *Parasitophyletische Studien zur Ornithosystematik*, I. *Die Acidoproctidae der Anseres*. Zool. Garten [N. F.] *19:* 121–126[1].

– (1954): *Parasitophyletische Studien zur Ornithosystematik*, II. *Die Verteilung der Degeeriellidae und Falcolipeuridae bei den Accipitres*. Biol. Zbl. *73:* 212–221[2].

[1] Vgl. Fussnote Seite 306.

[2] Bei den Abbildungen 2 und 3 dieser Arbeit sind die Bilder vertauscht, während die Legenden richtig stehen.

CAMERON, T. W. M. (1952): *Parasitism, Evolution, and Phylogeny.* Endeavour *11:* 193–199.
EICHLER, WD. (1948): *Evolutionsfragen der Wirtsspezifität.* Biol. Zbl. *67:* 373–406.
– (1951): *Die Entwicklung der Fragestellung in der Parasitologie.* Mh. Vet. *6:* 478–482.
– (1952a): *Die Bedeutung der Mallophagenforschung für die Ornithologie unter dem Gesichtspunkte einer Kriterienkritik der aviparasitologischen Phyletodiagnostik.* Wiss. Z. Univ. Leipzig *1951/52:* 77–80.
– (1952b): *Grenzfälle der Parasitendifferenzierung,* III. *Klippschliefer-Haarlinge.* Mh. Vet. *7:* 35–36.
– (1952c): *Eomenacanthus brachygaster* Giebel (*Mallophaga*). Beitr. Ent. *2:* 567–573.
– (1953): *Stammesgeschichtliche Parallelbeziehungen im Wirt-Parasit-Verhältnis von Fischparasiten.* Z. Fischerei [N.F.] *1:* 301–308.
WACHEK, F. (1955): *Die Nematoden der Ipiden.* Parasitolog. Schriftenreihe, H. *7* (im Druck).

Morphism in Birds

JULIAN HUXLEY
London

I am proposing the term *morphism* to denote genetic polymorphism as against other kinds of polymorphism – seasonal, cyclical, geographical, etc. Genetic polymorphism has been defined by FORD (1945) as the coexistence in one interbreeding population of two or more sharply distinct and genetically determined forms, the least abundant of which is present in numbers too great to be due solely to recurrent mutation. Such forms I propose to call *morphs*. FISHER (1930) early pointed out that this could only occur when a selective balance was operating between the morphs, each involving some selective advantage but also some selective disadvantage. FORD distinguished between *balanced* morphism, in which equilibrium exists between the forms, and *transient* morphism (as in industrial melanism in *Lepidoptera*), in which one morph is in process of replacing another. It now appears that we must further distinguish between *discontinuous* morphism, in which the morphs are sharply distinguishable by discontinuous characters, and *continuous* morphism, which presents a continuous variance (see later). FORD's definition therefore needs amending by the omission of the word *sharply*; but continuous morphism is rare.

The existence of discontinuous morphism in birds was first adequately emphasized by STRESEMANN (1926), who, however, called the variant morphs "mutations"[1]. MAYR (1941) later brought together many avian examples. The general theory of morphism has been ably discussed by various authors, notably FORD (1945, 1953) and DOBZHANSKY (1951), both of whom have contributed a number of important results.

It now appears that morphism is a very widespread form of intraspecific variation. Its usual evolutionary function is to adapt the species to alternating extremes of conditions, or to a wider range of habitats or ecological niches; but there is also *synergic* morphism (see later) where the diversification provided by the coexistence of the morphs is itself adaptive; and *reproductive* morphism, in which the morphs are reproductively incompatible in various ways (e.g. sex-morphism, heterostyly, incompatibility in plants, etc.), so promoting outbreeding and recombination.

In addition, there are a number of morphisms to which no extrinsic (exteroselective) adaptive value can as yet be assigned, which seem to have arisen on account of the intrinsic or interoselective properties (in respect of viability or some other aspect of general fitness) of the mutant alleles concerned: e.g. the blood-groups, the sensory-threshold morphisms of man, etc.

---

[1] BATESON (1894 and 1913) mentioned some cases of discontinuous variations in birds, but these were mostly due to recombination after hybridization. ROBSON and RICHARDS (1936) mention various avian cases, but had not marked FISHER's distinction between balanced genetic polymorphism and other types of polymorphism.

In balanced morphisms, it is theoretically possible that the balance might be maintained solely by extrinsic selective forces, e.g. in mimetic polymorphism in butterflies (FORD, 1953); but there is usually an intrinsic (genetic) balance-mechanism depending on some form of heterosis (selective advantage of the heterozygote) between the two morphic alleles (FORD, 1950; DOBZHANSKY, 1951).

Three main types of genetic balance-mechanism are known – the *genic*, the *chromosegmental*, and the *chromosomal.* Genic balance-mechanisms depend on morphic alleles of single genes or closely linked groups of genes, all of which manifest *double-dose disadvantage:* that is to say, that a mutant allele has some selective advantage over the normal when present in single dose (heterozygous combination with the normal), but some intrinsic selective disadvantage (lethality, reduced viability, etc.) when in double dose (homozygous).

Chromosegmental morphism depends on alternative blocks of genes ("supergenes") such as inversions or translocations, the best known case being the widespread inversion morphisms of *Drosophila* (see DOBZHANSKY, 1951); while chromosomal morphism depends on differences between whole chromosomes (e.g. the *X* and *Y*), or in the number of whole chromosomes (e.g. the isochromosomes of *Nicandra* or the supernumeraries of various plants).

The distinctness or discontinuity of character between the several morphs in a morphic system usually depends on large effects produced by the components of the genetic balance-mechanism – genes, groups of closely-linked genes, chromosegments, or chromosomes. Sometimes, however, it may depend on the existence of large meristic units of structure (as in clutch-size in birds: see below), or of development (like the moult-instars of arthropods, as in the dimorphism of male forceps-size in earwigs; HUXLEY, 1927, 1932). In general, we may distinguish between *phaneromorphism* where the morphic characters are obvious to inspection, as in *Colias* or *Demigretta;* and *cryptomorphism* where they are not readily or simply detectable, as in the inversion morphisms of *Drosophila* or the human blood-groups.

In Cuckoos (see below) the discontinuity appears to be maintained by selection acting on ecogeographically isolated populations. Finally in continuous morphism, as in the Sea-plantain *Plantago maritima* (GREGOR, 1938, 1939), there are no sharp discontinuities, and the excessive genetic variability constituting the continuous morphism is maintained by selection operating in relation to an excessively high range of environmental variability in a small area.

Sometimes the extrinsic selective advantage of the morphs in a morphic system can be experimentally or deductively demonstrated. Thus morphic chromosegments in *Drosophila* are adapted to different extremes of environmental variables such as climate (DOBZHANSKY, op. cit.); the white morph of the butterfly *Colias* in single dose promotes activity at lower temperatures, while in double dose it is lethal (HOVANITZ, 1953)[1]; the mimetic polymorphism of butterflies increases the range of models and spreads the risk of predator attack; the synergic morphism of the Flatid bug *Phromnia* confers cryptic resemblance of a group of the insects to a flower-spike with green buds and coloured

[1] Actually it is closely linked with a recessive lethal, from which it can sometimes be separated.

flowers (COTT, 1940); the heterostyly of *Primula* and other plants promotes outbreeding; the heterokaryotic morphism of *Penicillium* and other fungi promotes flexibility of genetic response (PONTECORVO, 1945; JINKS, 1952); the existence of a wingless aquatic female morph of the plume-moth *Acentropus niveus* (BEIRRE, 1952) permits an extension of larval habitat to deeper layers of water; the melanic morph of many moths is more resistant to the difficult environment of industrial areas, while the normal (non-melanic) has a strong extrinsic (cryptic) advantage in non-industrial areas (FORD, 1945, 1955).

It will be noted that in some cases obvious morphic characters are directly advantageous (e.g. in *Phromnia*, in *Acentropus*, in mimetic butterflies); while in others they are non-adaptive correlates of some physiological or fitness character of selective value (e.g. white colour in *Colias*, melanism in moths).

Most known morphisms appear to involve such non-adaptive correlated characters, though research may later discover the underlying exteroselective characters, as with *Colias* or with the patterns of the ladybeetle *Harmonia* (see DOBZHANSKY, 1951). A frequent phenomenon in morphic species is the existence of *ratio-clines* – i.e. graded alterations in the frequency of the morphs of a morphic system. This occurs in cases where the adaptive character of the morph is known, as in *Colias*, where the frequency of whites increases, as would be expected, with altitude and latitude. But even when the selective characters have not been definitely established, ratio-clines may provide a clue, by indicating what climatic or other environmental features change in correlation with change in morph-frequency (e.g. in the hamster *Cricetus cricetus*, melanic frequency increases with the change from steppe to sub-steppe climate); see HUXLEY (1942).

At one of the ends of such a ratio-cline we may find populations pure for one of the morphs concerned (e.g. 100% white populations in the north of the range of several *Colias* species). Such populations, if isolated, may there evolve into *secondarily monomorphic* subspecies or species (e.g. the all-red British subspecies of the dimorphic [black and red] squirrel *Sciurus vulgaris*).

In some cases we have discovered the selective disadvantages of certain morphic alleles, but not their advantages – e.g. the greater susceptibility of human beings of blood-group O to peptic ulceration, and of those of blood group A to gastric cancer (AIRD and BENTALL, 1953; AIRD, BENTALL and MEHIGAN, 1954). And in a large number of instances we have as yet no clue either to the selective advantages or disadvantages associated with the various phenomorphs (e.g. in taste and smell threshold-morphisms in man: see BLAKESLEE, 1935 a, b).

Before citing various examples of morphism in birds, I would like to stress the fact that every morphism presents a challenge to the biologist. He knows that it must involve some balance of selective advantage and disadvantage; that it must have some underlying genetic basis, which may be a complex stability mechanism involving one of several forms of heterosis; and that its discontinuities must be determined either genetically or developmentally. Every morphism thus has implications in the field of genetics, ecology, selection theory, field natural history, and taxonomy.

One of the first steps in the analysis of any given morphism is the ecogeographical mapping of morph-frequency and determination of ratio-clines, if present: in many cases

this should be repeated at regular intervals. A second step, where practicable, is the experimental and statistical evaluation of viability and other intrinsic or extrinsic selective advantages of the morphs concerned, including the following up of any clues provided by the ratio-clines. A further obvious, but not always practicable approach is that of genetical analysis of the underlying balance and stability mechanisms. A fourth step is the comparative study of the morphic characters involved, in entire genera or higher taxonomic units. Finally, there is the problem of the distribution of morphisms of various sorts within large groups such as the entire class Aves or the order Passeriformes.

I will begin with some avian cases where the adaptive value of the morphism is obvious. The mimetic egg-polymorphism of the Cuckoo *Cuculus canorus* is clearly adaptive in the same general way as the mimetic polymorphism of various butterflies (Ford, 1953): it extends the range of possible fosterers available to the brood-parasite (Southern, 1953; Baker, 1942). Its genetic basis, however, is different. Instead of being determined by a limited number of morphic switch-genes held together by double-dose disadvantage in a stability mechanism, it appears to depend on a number of gene-combinations kept distinct by the ecogeographical isolation of a number of separate "gentes", each adapted to one main type of fosterer prevalent in a particular type of habitat. When the ecogeographic isolation breaks down, as it has in western Europe owing to human interference with nature, the distinction between the gentes also breaks down, and recombinational "intermediate" types appear, less perfectly adapted to particular fosterers. It has been pointed out that the distinctness of the gentes could be further promoted by the situation of the egg-pattern genes in the Y-chromosome, with consequent maternal transmission; but there is as yet not proof of this, or even of the existence of a functional Y-chromosome in the group.

The Cuckoo also has a plumage morphism, a considerable minority of juvenile males and a small minority of adult females being rufous instead of grey (Voipio, 1953). Voipio suggests that the developmental sexual differentials in rufous frequency depend on the existence of morphic alleles of a rate-gene concerned with the development of (grey) eumelanin, which has a lower effective threshold in males, so that all adult and most juvenile males are grey, while some adult and most juvenile females remain rufous.

Voipio also suggests that the grey morph at least is mimetic, resembling the Sparrowhawk, *Accipiter nisus*. The advantage of the rufous female morph would then lie in its not being chased by fosterers in mistake for a hawk, as he suggests occurs with the grey male, and so having easier access to the nests. He finds some indication that the rufous female morph is more frequent in wooded areas, where Sparrowhawks are commoner. Adult female rufous morphs also occur, with higher frequency, in some other Cuckoos (*C. saturatus* and *C. poliocephalus*). All brood-parasitic Cuckoos appear to show some degree of mimicry of their hosts' eggs, but only some show mimetic polymorphism (Baker, 1942). Comparative study of all aspects of morphism in the group would be very rewarding.

Presumably, the extrinsically adaptive mimetic egg-polymorphism of Cuckoos originated from a tendency to non-mimetic intrinsic morphism, as seems to have happened with the mimetic polymorphism of butterflies, where non-mimetic as well as mimetic morphs often occur (Ford, 1953). It is certainly the case that some species of birds show

striking non-mimetic morphism in egg-colouration; e.g. the Guillemots *Uria aalge* and *U. lomvia*, the Redbacked Shrike *Lanius collurio*, and the Tree Pipit *Anthus trivialis*. MAKATSCH in his comprehensive survey (1952) distinguishes 6 grades of egg-variability in birds. It would be of great interest to make a thorough survey of this problem, to ascertain the frequency of distinct (e.g. erythristic) morphs and the possible existence of ratio-clines.

LACK (1947–48) has shown the existence of dimorphism in clutch-size (2 and 3 eggs) in the Swift *Apus apus*. In good seasons, 3-egg birds are at a selective advantage, producing a larger number of fledged young; but the reverse is the case in bad seasons, when the mortality of the nestlings of 3-egg birds is so much higher that 2-egg birds produce an absolutely larger number of fledged young. Over 5 years, the average numbers were slightly in favour of the 2-egg birds (1·6 as against 1·4). The morphism thus acts as an insurance against recurrent bad seasons. A similar coexistence in one area of strains of birds genetically predisposed to lay different numbers of eggs in a clutch has been proved for other species, e. g. the Great Tit *Parus major* (KLUIJVER, 1951), and may be postulated in the numerous cases where a cline exists involving increase of mean clutch-size with north latitude (LACK, 1954).

The discontinuity between the morphs here depends on the meristic nature of the character, birds' clutches being composed of a few large meristic units. A sharp di- or polymorphism could not arise in this way in animals which produce large clutches of several hundred egg-units. It would be interesting to determine approximately up to what absolute egg-number such an adaptive polymorphism could effectively operate: offhand I would hazard about 12 to 20.

Among the many other cases which could be profitably investigated along these lines I may mention the Common Heron *Ardea cinerea*, which normally lays either 4 or 5 eggs. In the south of its European range 4-egg clutches are commoner than 5-egg ones, in the centre equally common, and in the north less frequent; in India, it lays 3 or 4 eggs. Among Limicolines, the Oystercatcher *Haematopus ostralegus* is normally monomorphic as regards clutch-size (3), but in the Falkland Islands a related species is monomorphic for a clutch-size of 2. The Ringed Plover *Charadrius hiaticula* lays 2, 3, or 4 eggs; the little Ringed Plover *Charadrius dubius*, 3 or less frequently 4; the Kentish Plover *C. alexandrinus* 2 or 3 in Ceylon, 3 in India and Europe. Many gulls are essentially dimorphic in clutch-size, laying either 3 or 4 eggs (but occasionally 5). However, the Kittiwake *Rissa tridactyla* is monomorphic with a clutch-size of 2 (very exceptionally 1); the Common Gull *Larus canus* lays (2) 3 eggs in England, 3 (4) in Norway, while the Herring Gull is monomorphic for clutch-size 3 in Europe, but lays 2 or 3 eggs in the Canaries (LACK, 1947). Among terns, many species are dimorphic, most northern ones laying either 2 or 3 eggs and most tropical ones either 1 or 2: but there are some tropical species which lay only 1 egg (or rarely 2), and in the north the Arctic Tern *Sterna macrura* surprisingly resembles tropical species in normally laying either 1 or 2 eggs (rarely 3). Among petrels, the Fulmar *Fulmarus glacialis* is almost monomorphic with a clutch-size of 1, but about 1·5 % of females lay 2 eggs (J. FISHER, 1952): it would be interesting to see if there is any geographical or ecological variation in the frequency of 2-egg birds, perhaps in correlation with the

recent explosive spread of the species. Among numerous other examples cited by Lack (op. cit.) I may mention the Hobby *Falco subbuteo*, with clutch-size (2) 3 in England, 3–4 in Norway, and the Glossy Ibis *Plegadis falcinellus*, 2–3 in India, 3–4 in Europe.

Lack (1943) has also described the remarkable morphism in migratory behaviour found in many Passerine and Limicoline species. In many areas there is a dimorphism, some individuals of a population (or even of a single brood) being resident in the breeding area throughout the year, the others migrating south for the winter. Marked ratio-clines exist, often with monomorphic non-migrator populations in the south, monomorphic migrator populations in the north. In mild winters a larger proportion of non-migrators doubtless survive, but in hard winters their mortality will be greater than that incurred through migration. The morphism is thus, like that of clutch-size, an insurance against recurrent unfavorable seasons.

In Britain a trimorphism has evolved since the last glaciation, involving two distinct migrator morphs, the presumably original southward migrators and those which migrate westwards to the mild climate of West Ireland.

The morphic behaviour undoubtedly has a strong genetic basis, but may also be influenced by environmental conditions. Kalela (1954) notes that in many species the frequency of non-migrators in the north of their range has recently increased in relation to the amelioration of climate there. Such rapid change is presumably due mainly to non-genetic causes, but would be speedily subject to "organic selection" (Baldwin and Lloyd Morgan), and transposed to a genetic basis.

A very curious case in which a marked seasonal dimorphism has been utilized as the basis for an exteroadaptive true morphism is that of the Ptarmigan *Lagopus mutus*. Here the two sexes are alike, both in their cryptic white winter plumages and their equally cryptic mottled brown summer plumage, except that the males' moult into summer plumage is delayed. This renders them highly conspicuous during the period when the hens are brooding, and appears to act as a deflective adaptation (Cott, 1940), deflecting the attacks of predators such as the Golden Eagle *Aquila chrysaëtos* preponderantly onto the biologically less valuable males.

Muir (1954) has described what appears to be a unique vocal morphism in the Tawny Owl *Strix aluco*. Young birds, even from the same brood, give only one or the other of two quite distinct calls. The significance of this is wholly obscure.

Ferry (1952), Schwarz (1953), Mörike (1953) and especially Sauer (1955) have described a striking song-morphism ("Leiern") of the Blackcap *Sylvia atricapilla*. This song-variant involves a varying degree of reduction of the normal song in different males, down to a repetition of two or only one notes, rather as in the main "rattling" part of the song of the Lesser Whitethroat *Sylvia curruca*. It has been spreading in parts of Switzerland and South Germany during the past 35 years. Dr. Mayr tells me that the Garden Warbler *Sylvia borin* also has two song-morphs.

There are some other interesting behaviour-morphisms in birds. Thus Frith (1954) states that several species of Mound-builders (Megapodiidae) are morphic in their mound-building habits. *Leipoa* is dimorphic, while one population of *Megapodius* is polymorphic, including morphs which (a) dig holes in sand, (b) and (c) build large mounds, some

solely of organic matter, others of sand enclosing organic matter, and (d) utilize volcanic heat. Dr. MAYR tells me that another species of Megapodius, *M. freycinet*, is polytypic in this respect, the populations of different islands constructing different types of mound. SICK (1955) reports a remarkable degree of polymorphism in nest-construction and choice of nest-site in South American Swifts, mostly interspecific or intergeneric but occasionally intra-specific.

The Penduline Titmouse *Remiz pendulinus* is known to construct nests of one type in willows and of another type in *Phragmites*. This is normally an ecogeographical differentiation, any one population being monomorphic for nest-type; but Dr. MAYR informs me that in some populations birds of both types coexist.

Several species of birds sing "duets", in some of which male and female sing different parts of the song simultaneously (e.g. *Edolisoma montanum* in New Guinea), while in others the two partners contribute successive phrases to an apparently single song (various African shrikes, e.g. the Bourbon Shrike *Laniarius ferrugineus;* see MOREAU, 1941; the Coachwhip bird *Psophodes olivaceus;* the Bokmakierie *Telophorus zeylonus;* and the Crimson-breasted Barbet, DILGER, 1953). Such cases of adaptive synergic morphism, in which the co-presence of both morphs is required, are of course quite different from those like the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* and the Chestnut-sided Warbler *Dendroica pennsylvanica*, where one bird sings two distinct songs.

A quite distinct type of synergic morphism is that of the Ruff *Machetes pugnax*. As is well known, male Ruffs in the breeding season exhibit an extreme polymorphism of colour and pattern in their epigamic display characters (ruff and ear-tufts), as well as some polymorphism in the colouration and pattern of other parts. Thus, both ear-tufts and ruff independently may be white, black, purple, brown, chestnut, or yellowish, and either uniform, barred, or striped; the back may be black, brown, or patched, mottled or vermiculated with various combinations of black, brown, chestnut and white; and the legs may be orange, yellow, greenish, brownish, or grey (WITHERBY *et al.*, 1938–51). FORD (1945) is probably correct in suggesting that this variety enhances the stimulating influence which is known to be exerted by collective display.

There are a great many other cases of morphism among birds recorded in the literature. Here I can merely list a number of them, with occasional comments. The Gouldian Finch, *Poephila gouldiae*, is dimorphic, about 80% having the mask black like the rest of the head, and 20% having it red, the red morph being a sex-linked dominant. SOUTHERN (1945) states that there is no clinal variation in ratio: if this is confirmed the morphic system must be held in tight balance by intrinsic selective factors, as with the human blood-groups.

The Pied Flycatcher *Muscicapa hypoleuca* is essentially dimorphic in the male sex, some males being black-and-white, others brown-and-white. There are, however, grades of pigmentation density. DROST (1936) distinguishes 7 morphic types (see also WITHERBY *et al.*, 1938–51). The differences apparently depend on rate-genes, all juvenile males having only brown pigment (like females), and adult males in their first summer not being fully black. The percentage of brown adults varies geographically; e.g. it is about 1% in Britain, but increases markedly eastward through Holland to Germany. However, there is

no simple latitudinal or longitudinal cline, but the percentage of blacks appears to be greatest in the peripheral areas of the species' range (verbal information from W. BRUCE CAMPBELL). No such morphism is recorded in the closely-related Collared Flycatcher *M. albicollis;* in this species the rate-genes controlling melanin-deposition seem to be more active, since its "upper parts are more uniform jet-black ... and apparently never have an admixture of brown or greyish feathers" (WITHERBY *et al.*, 1938–51).

Mr. R. S. R. FITTER tells me that a similar tendency is seen in the Black Redstart *Phoenicurus ochruros*, a small percentage of males maturing in juvenile plumage. He further suggests that this might have a selective advantage in rendering the birds less conspicuous to predators.

These cases in some ways recall that of the Geospizidae of the Galapagos (LACK, 1947), where full male plumage is also completely black, but brown adult morphs similar to females and juveniles may also occur. Not only do different species differ in percentage of brown adult males, but the morph-ratio may vary from island to island in the populations of one species: e. g. in *Camarhynchus parvulus* about 70% of males on Charles Island show some black (no full blacks exist in this species), but only 4% on Chatham Island. Dr. LACK tells me that the black morphs tend to breed earlier in the season (presumably a further effect of rate-genes), and accordingly occupy the most favorable breeding territories, which are in the higher and therefore moister interior areas of the islands, leaving only the more arid lowlands to the browns. There is thus a secondary differential ecogeographical distribution of the two morphic types, so that here again the morphism spreads the species over a wider range of habitats.

What appears to be a very similar phenomenon is shown by the Rock-sparrow *Petroica multicolor* in which the males of the South Cristobal Islands population are dimorphic, one morph resembling the juvenile males and the females (MAYR, 1934). The case of the West Indian genus *Pyrrhulagra* (*Loxigilla*) differs in that the polymorphism is polytypic (geographical) and not a true morphism. Furthermore, in addition to the "normal" type with adult males black and females grey, and others with both sexes grey, some island populations have adult females almost as black as typical males. The same sort of thing is seen in *Agelaius* (BATESON, 1913, p. 120).

Other cases of melanic morphism in birds include the West Indian Sugar-bird *Certhiola flaveola*. It was at one time suggested that the percentage of melanics in this form had been recently increasing in certain areas (as in industrial melanism in moths), but it now appears that this is probably not true. The morph-ratio varies much geographically, some islands wholly lacking the black morph, and more accurate and extensive repeated counts would seem desirable.

The Texas Seaside Sparrow *Ammospiza maritima* has a dark morph in most subspecies. Its predicted existence in *A. m. sennetti* was confirmed by GRISCOM (1948): there is a ratio-cline with darks rarer to the S, nearly 100% in the N; there is considerable variation within the light morph. The visible differences between the morphs differ in different subspecies. The Snow Bunting *Plectrophenax nivalis* resembles some of the Geospizids in being dimorphic for males with full and retarded adult plumage (SALOMONSEN, 1947). The morph-ratio varies geographically from "over 50% retarded" in Iceland to "rather rare" in Siberia.

The New Zealand Pied Fantail *Rhipidura flabellifera* has a melanic morph (MAYR, 1942), which originally was confined to the South Island, but since 1864 has spread through the North Island also (STRESEMANN, 1925). This recent spread of a melanic morph recalls the remarkable cases in mammals such as the Hamster *Cricetus cricetus* in the USSR., and the Brushtailed Opossum *Trichosurus vulpecula* and the Rabbit *Oryctolagus cuniculus* in Tasmania (see HUXLEY, 1942; DOBZHANSKY, 1951; GUILER, 1953; and BARBER, 1954).

Another similar case appears to be provided by the Rock Dove *Columba livia*, which in the Faeroes is dimorphic with a less frequent dark morph (PETERSON and WILLIAMSON, 1949). The normal frequency of darks (melanics) is 5–7 %, but in favorable summers it increases with increase in total population-size to about 15 %, falling rapidly to about 5 % if the succeeding winter is hard. The dark morph exists elsewhere in wild populations in North Britain and the Isle of Man.

Drs. MAYR and BUZZATI-TRAVERSO (*in verbis*) tell me that a dark (melanistic) morph of this species has increased markedly in frequency in the feral birds of Venice during the past thirty years, and now constitutes nearly 3/4 of the population. R. S. R. FITTER informs me that in the feral pigeons of London there appear to be 2 main morphic gene-pairs: chequer (checkered wing) versus non-chequer, and cinnamon (reddish pigment) versus blue (with melanin), giving 4 phenomorphs. GOODWIN (1952) enumerates further varieties: various types of partial albinism, from "grizzled" (white spots on most feathers) to "gay-pied" (white areas more extensive than non-white), and all-black (and all-red). All types also show considerable variation in intensity of pigmentation. It would be of great interest to make repeated counts of the morph-frequency in semi-domestic populations of *C. livia* in various regions.

The New Guinea Lory *Charmosyna papou* has 4 subspecies, 1 monomorphic, but 3 with a melanic morph. Presumably the wholly non-melanic subspecies is secondarily monomorphic. Similarly interesting situations occur in the Thrush *Copsychus* and the Paradise Flycatcher *Terpsiphone* (MAYR, 1942, p. 79). The Pheasant Dove *Macropygia mackinlayi* has a grey morph (as against the normal brown) which is rare on several islands, but reaches 30% on one island (MAYR). A black-bellied morph occurs in some populations of the normally chestnut-bellied Monarch Flycatcher *Monarcha castaneoventris*. MAYR (1951) mentions the following cases. The Paradise Flycatcher *Terpsiphone paradisi* is dimorphic, as is the Butcher-Crow *Cracticus quoyi*, and various species of the Shrike genus *Chlorophoneus*, and the Dippers, *Cinclus*, while one Kingfisher, *Halcyon saurophaga*, is said to be polymorphic. In *Cinclus* there is a ratio-cline in frequency of dark- and white-breasted birds, with a secondarily monomorphic white-breasted population in some areas (SCHÄFER, 1938; and see MAYR and STRESEMANN, 1950). In the African Bush Shrikes *Chlorophoneus* 2 species are tetramorphic, 1 dimorphic and 2 monomorphic (CHAPIN, 1947). *C. m. multicolor* is trimorphic (SERLE, 1952). LEGENDRE (1940) gives references to a number of avian morphisms, e. g. the Booted Eagle *Hieraaëtus pennatus;* the Saker Falcon *Falco cherrug; Quelea; Lanius schach; Copsychus saularis* and *C. albospecularis;* etc. HARRISON (1949) in the Mallard *Anas platyrhynchos* has described a ratio-cline for black spotting of the male's chestnut breast, from zero spotting in India to 100% in Greenland, with 6·6% for 150 specimens from Europe. Extensive further counts should be made to establish this interesting morphic cline accurately.

The Common Guillemot *Uria aalge*, in the group of subspecies inhabiting both sides of the Atlantic, has an unusual morph in the shape of the bridled or spectacled variety *ringvia*, originally supposed to be a distinct species. This is distinguished by a white marking round the eye, along a slight groove in the plumage which is also present in the normal morph. SOUTHERN (1951) mentions that the bridled morph also differs in certain minor skull-characters and in the shape of the tail-feathers. His work shows that in the Atlantic there is an irregularly stepped ratio-cline of increasing bridling frequency from under 0·5% in the S to over 50% in south Iceland and Bear Island. The fact that the bridling frequency is consistently lower in north than in south Iceland suggests that humidity, as well as some factor directly correlated with latitude, favours the bridled morph, since south Iceland has a markedly Atlantic climate, north Iceland a more continental one. A repetition of the census after 10 years showed significant changes in morph-ratio in certain areas, some involving an increase, others a decrease in bridling frequency. Periodic repetitions should shed further light on this interesting problem.

Though *U. aalge* inhabits both the North Pacific and the North Atlantic, the Pacific group of subspecies (*U. a. inornata*, etc.) is monomorphic non-bridled. Presumably the mutation occurred only in the Atlantic area after the two populations had become separated.

The closely related Brünnich's Guillemot *U. lomvia* is monomorphic (non-bridled); but the Black Guillemot *Cepphus grylle* which normally has a large white patch on the wing, has a completely blackwinged morph ("*motzfeldi*") in a limited area, West Greenland (SALOMONSEN, 1941). Interestingly, the closely related *C. carbo* is monomorphic black-winged.

Numerous morphisms occur in Petrels. Thus in the Giant Fulmar *Macronectes giganteus* a rarer white morph exists throughout its range, the percentage of whites increasing slightly with S. latitude. The Fulmar *Fulmarus glacialis* is dimorphic with light and dark morphs. In the Atlantic, there is a ratio-cline of increasing percentage of darks with latitude, from nearly zero in the S to nearly 100% in the N, but with a sharp break or step in the centre of the range. In the Pacific subspecies, the direction of this same cline is reversed! (J. FISHER, 1952); the significancy of this is still quite obscure.

The genus *Pterodroma* is also dimorphic, with dark- and light-breasted morphs, but the morphism is manifested differently in different species. Thus in *P. neglecta* and the Caribbean subspecies of *P. arminjoniana*, there appears to be no geographical variation in morph-ratio, but in the Pacific subspecies of the latter, *P. a. heraldica*, the ratio of darks reaches 99% on the Tuamotos, is below 10% on the neighbouring Ducie Island, 1% on the Marquesas, and zero in the rest of the bird's range. In the Shoemaker Petrel *Procellaria aequinoctialis* there is a "spectacled" variant (*conspicillata*) with variable and often asymmetrical white head-markings. The variant is now restricted to Inaccessible Island, where it constitutes 100% of the population. It may be a geographical subspecies, but SOUTHERN (1951) considers that "spectacling" is a morph which was once more widespread, and that the Inaccessible population is probably a secondary monomorphic relict.

The Blackcock *Lyrurus tetrix* shows female dimorphism of brown (normal) versus

greyish-yellow. The subspecies at either end of its range (Britain and the Far East) are monomorphic brown; the yellow morph in the intermediate area shows a double ratio-cline ascending to highest yellow frequency (over 50%) in south-west Siberia (Stegmann, 1932; and see p. 320). The Blackcock also has a white-speckled morph in a localized area in south Norway (Schaanning, 1922–23).

Some larger groups also are characterized by widespread morphism. Thus many herons have white morphs. A particularly interesting case is that of the Great White Heron of the Florida Keys, usually listed as a distinct species, *Ardea occidentalis*. However, Mayr (1955, in press) states that it is undoubtedly only a subspecies of the Great Blue Heron, *A. herodias*, which on the United States mainland is monomorphic blue (with exceptional white mutants) but over much of its range is dimorphic white and blue, with a ratio-cline of increasing white frequency from Yucatan (5–10%), eastwards through the Caribbean, reaching 50–60% in Cuba and close to 100% on the Florida Keys, where the population has differentiated into a distinct subspecies. It still remains to discover whether the occasional blue birds in this area are indigenous, or immigrants from the mainland, and if the latter, whether they mate freely with the whites.

Other examples are the Reddish Egret *Dichromanassa rufescens* and the Reef Heron *Demigretta sacra*. In the latter very wide-ranging species there is marked geographical variation in morph-ratio (Mayr, 1945). The white morph may exceed 50% in northern Australia, while it is rare in southern Australia, with a sharp break or step between the two areas. In New Zealand and some isolated Pacific islands no whites occur; in some cases this is apparently a secondary monomorphism, presumably due to colonization by one morph only. The white morph reaches 50% in the Tuamotos, about 33% in Micronesia, 25% in the Solomons and Samoa, 20% in Fiji and Tonga, while it is exceptional in the New Hebrides, and very rare in New Caledonia. There is thus a highly irregular geographical distribution of morph-frequency. The variation in white morph-ratio is independent of the variation in size which also occurs. A third morph, mottled white, is also found, but only sporadically, within one continuous area of the bird's range; within this area, it is rare in Micronesia, but reaches 6% in the Solomons and 15% in Tonga and Fiji. The picture thus presented is a very puzzling one.

The little Egret *Egretta garzetta* is monomorphic white in its European subspecies *E. g. garzetta*, but di- or polymorphic with dark morphs of various intensities in others, e. g. *E. g. dimorpha* from Madagascar, *E. g. assumptionis* from the Aldabras (Witherby *et al.*, 1938–51).

The tendency to produce white plumage may manifest itself in other ways. Thus the Little Blue Heron *Florida caerulea* is monomorphic blue when adult, but monomorphic white when juvenile, so that we might here speak of a developmental dimorphism; and various white and off-white egrets are monomorphic white, various "blue" herons like *Ardea cinerea* monomorphic blue, at all stages.

Morphisms such as these, involving striking differences in visual appearance, are of interest to the student of animal behaviour. It is clear that in such cases visual pattern cannot be the basis for recognition, as holds for sex-recognition in the Flicker *Colaptes auratus* (moustache; Noble) and for species-recognition in many Anatidae (speculum; Lorenz), and must therefore depend on silhouette and/or posture. When visual allesthetic

display characters are involved, selection will tend to keep the males monomorphic[1], even when female dimorphism occurs as in the Blackcock *Lyrurus tetrix* (STEGMANN, 1932; and see FORD, 1953, for similar cases in butterflies).

An analogous state of affairs occurs in the Chat genus *Oenanthe* (MAYR and STRESEMANN, 1950). Here, 6 of 18 species examined exhibit morphism affecting the distribution of white and black (and in a few cases also grey) in the plumage. In several cases the morphism of adult males involves the retention of juvenile characters in one morph, and is presumably dependent on morphic variation in rate-genes affecting pigment-deposition. Sometimes black and white morphs occur independently for head and belly colour (*Oe. monticola*), but in *Oe. picata* the morphism always affects both characters together. In *Oe. leucopyga* there is a developmental (non-genetic) dimorphism affecting the same morphic characters, all first-year males having black heads, all fully adult males white heads (cf. the Little Blue Heron, *supra*). Marked geographical variations in morph-frequency occur, sometimes irregularly, sometimes in regular ratio-clines. In 5 species, secondarily monomorphic populations occur in parts of the range. In one case, this appears to have given rise to a secondarily monomorphic species. (*Oe. pleschanka*, which is monomorphic black-throated, and is the eastern representative of *Oe. hispanica*, which is dimorphic for throat-colour and shows a ratio-cline of increasing black frequency eastwards.) Where *Oe. x. xanthoprymna* (black-throated) and *Oe. x. chrysopygia* (white-throated) overlap in West Iran there is a dimorphism apparently due to hybrid recombination.

Morphism is also rather widespread among Owls and Hawks of various genera. Thus the Shorteared Owl *Asio flammeus*, the Tawny Owl *Strix aluco* and the Screech Owl *Otus asio* have erythristic as well as grey morphs (WITHERBY *et al.*, 1938–51; SCHORGER, 1954). SCHORGER finds 38% reds in *O. asio* in one mid-west United States area where in the late 19th century a much higher frequency was reported. PETERSON (1941) states that only 2 subspecies of *O. asio* in the western United States are dimorphic, most being monomorphic grey, and one nearly monomorphic dark brown. The Gyrfalcon *Falco rusticolus* is trimorphic (dark, light grey, and white), though the 3 principal morphs show considerable variation, doubtless due to modifiers (TODD and FRIEDMANN, 1947; BOND, 1949; SALOMONSEN, 1951). The Peregrine Falcon *Falco peregrinus* is stated by REED's Bird Guide to have some adults markedly darker and more heavily barred than the normal.

Many Accipitridae are polymorphic, notably species of *Buteo* and *Archibuteo*. Thus the Red-backed Buzzard *Buteo polyosoma* is trimorphic, with normal frequent light and dark morphs (differing in appearance in the two sexes), and a rarer melanistic morph. TAVERNER (1936) describes an astonishing range of variation in the Red-tailed Hawk *Buteo borealis* (now *B. jamaicensis*). Some of this variation is undoubtedly true morphism, but some appears to be the product of geographical differentiation, and some due to recombination after crossing of distinct geographical subspecies. A further analysis of these cases would be of interest. The Short-tailed Hawk *B. brachyurus*, Swainson's Hawk *B. swainsoni*, and the Rough-legged Hawks *Archibuteo* (*Buteo*) *lagopus s-johannis* and *A.* (*B.*) *ferrugineus* (*regalis*) are dimorphic with light and dark (melanic) morphs, the darks being much less frequent in the last-named species (PETERSON, 1947). Other species of the genus do not appear to show morphism, e.g. *B. lineatus* and *B. platypterus*.

[1] The exceptional case of *Machetes* I have already discussed (p. 315).

Other bird polymorphisms are due to recombination after hybridization instead of to balanced morphism. This is certainly so whenever a "hybrid zone" exists between two otherwise well-characterized subspecies or interfertile species. E. g. the Shama Thrush in Borneo; the well-known cases of the Carrion and Hooded Crows *Corvus corone* and *C. cornix;* the Pied and Collared Flycatchers *Muscicapa hypoleuca* and *albicollis;* "Ridgway's Grackle" resulting from hybridization between two subspecies of the Purple Grackle *Quiscalus quiscula* (Huntington, 1952); the Flickers *Colaptes auratus* and *C. cafer;* and the "Lawrence's" and "Brewster's Warblers" resulting from hybridization between the Golden-winged and Blue-winged Warblers *Vermivora chrysoptera* and *V. pinus.* In these last two cases there is obvious segregation of various distinctive characters, giving the appearance of discontinuous polymorphism (see Bateson, 1913).

Mayr (1950, p. 101–103) cites numerous other examples, of which perhaps the most interesting is that of the Juncos studied by Miller. Here, many "hybrid zones" exist; the population of most of these are characterized by the usual recombinational polymorphism, but some have become secondarily monomorphic through selective stabilization of the hybrid gene-complex. This last fact shows how different recombinational polymorphism is from true balanced morphism.

Cases previously supposed to be true morphism, but probably due to hybridization, include the African Barbet *Lybius torquatus,* in which a population dimorphic for red and white head occurs in one area (Salomonsen, 1938); and the geographically sharply polymorphic Bulbul *Microscelis leucocephalus* (Mayr, 1942, p. 83).

The case of the Blue and Lesser Snow Geese *Chen* (*Anser*) *coerulescens* and *C. h. hyperboreus* is still obscure. They are now usually regarded as conspecific, with the Blue as a dark (but white-headed and white-necked) morph of the Snow, which is pure white with dark wing-tips. The Greater Snow Goose is a larger more eastern subspecies, which has no blue morph. The Blue and Lesser Snow Geese have identical voice and habits, and interbreed freely in certain areas, but the number of mixed pairs is lower than that expected if mating were random. This may be explicable through the "imprinting" of newly-hatched young by their mothers. There is a suggestion that the blue morph is spreading: possibly a distinct blue subspecies may evolve.

The subspecies of the *Motacilla flava* group of wagtails, which are largely distinguished by striking "unit-characters", have met to produce hybrid zones with recombinational polymorphism in certain areas (see Smith, 1950). The undue numbers of "mutants" with alien distinctive characters which occur in certain other areas, may, as Williamson has suggested, be due to wind-drift from distant subspecies.

The variation shown by Hermann's Gull *Larus heermanni* is on the borderline between true balanced morphism and occasional mutation. It has a sharply distinct form with a prominent white wing-patch, unique among gulls, which has been recorded over a wide range for over a century, but occurs only in very low frequency – 1 in 10,000 or less (Hubbs and Bartholomew, 1951). There is some slight evidence that the white-winged form is somewhat "tamer", or at least not so readily flushed as the normal. That this may be of biological significance is shown by the work of Lee and Keeler (1951), who have established correlations between pigmentary variation and behaviour in a number

of domestic and wild bird species. See also Legendre's (1951) account of Hachisuka's "mutant" melanic pheasant, which is said to be more vigorous and robust than the type. It has been known feral in England for over 70 years, and has been introduced into several other countries, where it is flourishing. The dark-winged mut. *nigripennis* of the Peacock *Pavo cristatus*, which first appeared in captive stock in Britain, is said by Legendre also to have certain advantages over the normal.

On the other hand, the "strikingly beautiful" red mutant of the Bobwhite *Colinus virginianus* is less viable and less fertile than the type, and though it achieved a probable frequency of 10–20% for a few years in one small area, has never persisted in the wild even when deliberately bred and released (Cole *et al.*, 1949).

In the Redwing Blackbird *Agelaius phoeniceus*, Nero (1954) has found a high incidence (over 95%) of plumage abnormalities, mostly "partial albinism" (incomplete melanization). This is of various kinds and degrees, so that one cannot speak of a single morphic type. It is interesting that melanin defect often unmasks an underlying red colour in plumage areas which are normally red in related species.

A similar high incidence of "aberrations" is reported by Harrison (1949) for Canada Geese *Branta canadensis*. In one large flock, nearly a third of the adults had white-spotted under-wingcoverts, 17% "melanistic" under-tailcoverts, and 16% a white "collar". Mr. Fisher tells me that in the White-fronted Goose *Anser albifrons* the pattern of the undersurface is so variable that individual recognition is possible. Cooch (1952) found 4 out of 108 immature Pintails (*Dafila acuta*) with white or pinkish feet instead of grey. In such cases, no true morphism seems to have been established: we may perhaps speak of excessive variability predisposing towards morphism.

The rufous-breasted and black-gorgeted (presumably dominant) variant of the Red-legged Partridge *Alectoris rufa* and the black-headed and generally brighter variants of *A. rufa* and *A. graeca* (*saxatilis*) appear to be only rare though striking mutants (Bateson and Bateson, 1925); but the erythrystic (*montana*) form of the Common Partridge *Perdix perdix* is a "frequently recurring variety" (Witherby *et al.*, 1938–51) which seems to be on the borderline of true morphism. On the other hand, some "dimorphic" chestnut- and black-striped Francolins in Tanganyika appear to be stabilized recombinational populations resulting from the hybridization of two monomorphic subspecies (White, 1952).

However, the so-called "Polish Swan", which Yarrell (1845) erected into a full species, appears to be a well-defined morph of the Mute Swan *Cygnus olor*, in which the feet are flesh-coloured (as against dark grey), the nostrils entirely within the orange area of the beak, the male's tubercle smaller, and the cygnets white from birth (Witherby *et al.*, 1938–51; Delacour, 1954). It would be interesting to plot its frequency and distribution.

The considerable plumage variance of female Blackbirds *Turdus merula* may possibly be correlated with the species' vigorous disposition and with absence of selection for cryptic colouration. In New Zealand, where predator pressure is almost entirely absent, the range of variation is more extreme (Gurr, 1954). In males, the variation is masked by excessive melanization (see above).

Species certainly differ in their proneness to produce visible mutants. Thus Bateson (1913, p. 23) refers to the high incidence of pied individuals in the House Sparrow *Passer*

domesticus, as against their extreme rarity or absence in the Tree Sparrow *P. montanus*. He also (p. 29) mentions the high variability of the Red Grouse *Lagopus scoticus* as against the constancy of the Pheasant *Phasianus c. colchicus* (before the recombinational variability provided by its cross with the later-introduced *Ph. c. torquatus*).

I now pass to the interesting subject of the prevalence of morphism in different avian groups, on which I have received much assistance from Mr. James Fisher. I shall only consider obvious cases of phenomorphism affecting visible colouration or pattern, as the reproductive and migratory morphisms already mentioned are clearly correlated with ecological requirements, and the distribution of the serological and sensory threshold morphisms to be mentioned later has not even begun to be worked out.

This will afford only a very rough index of the comparative prevalence of morphism. For one thing, obvious phenomorphisms are almost always non-adaptive characters which happen to be correlated with some selectively or adaptively operative invisible characters. In the second place, such visible "correlated characters" may be absent, and we may therefore wholly fail to detect cryptomorphism which is actually present and operative. And thirdly, phenomorphic characters may be present, but invisible because masked, e.g. by intensity of pigment. Thus Sheppard tells me that the Garden Snail *Helix hortensis*, has a polymorphism almost as striking as *Cepaea* in regard to banding pattern and ground-colour, but that this is largely obscured by the dark colour of the outermost layer of the shell.

Similarly the red pigmentation of *Agelaius phoeniceus* is normally masked by black (p. 322). Again, partially albino rooks show a well-marked wing-bar pattern which is wholly masked by melanin in normal birds (J. Fisher, *in verbis;* and I recall a photograph reproduced by W. P. Pycraft in a popular article). It would thus be theoretically possible for a heavily pigmented species to be morphic for some colour- or pattern-characters, and yet for this to be normally quite invisible: cf. also *Turdus merula* (supra).

In spite of this, even a superficial survey of obvious phenomorphisms produces some results of interest. Sometimes the facts are not clear-cut; the observable variation may be due to occasional mutation or to recombination after crossing instead of to true morphism. Such cases have been included under the head of *possible* in the table below. Of the 28 orders of birds recognized by Mayr and Amadon (1951), certainly 12 and possibly 1 show morphism, giving a possible total of 13. When we look at their families, we have the following result:

TABLE I

	Number of Families	Morphic Definite	Morphic Possible	Total
Passerine	50	7	2	9
non-Passerine	84	14	2	16
all Aves	134	21	4	25

Frequently, the recorded morphism is sporadic, i.e. only 1 or a few isolated cases. This holds for most passerine families, and for 5 (possibly 6) of the possible total of 13 orders.

Morphism is frequent in the following orders.

(1) *Tubinares;* but almost exclusively in the subfamily Procellariinae. The other subfamily of the Procellariidae, the Hydrobatini, and the other 2 families are wholly or almost wholly monomorphic.

(2) *Laro-Limicolae;* but extensively only in 1 of the 4 subfamilies (Stercorariinae) of one of the families (Laridae). The Alcidae show a few plumage morphisms (*Uria*, *Cepphus*), and some extreme egg-polymorphisms (*Uria*, etc.). The Limicolae, in the family Charadriidae, have only two cases of morphism, but one is exceptionally striking (*Machetes*): the other is the melanistic "Sabine's Snipe", a "constantly recurring variety" (WITHERBY *et al.*, 1938–51) recorded chiefly from Ireland and with some frequency from South England, but only seldom elsewhere.

(3) *Striges.*

(4) *Falcones;* but apparently confined to 2 of the 5 families (Accipitridae and Falconidae).

(5) *Cuculi.*

(6) *Gressores;* but apparently confined to 1 of the 4 families.

It is sporadic in Columbae, Galli and Psittaci and one case is known (in the Alcedinidae) among the Coraciae.

Among the Passerine families and subfamilies which exhibit occasional or frequent morphism are Muscicapidae (in all 4 subfamilies, Muscicapinae, Rhipidurinae, Turdinae and Cinclinae); Ploceidae; Thraupidae; Cracticidae; Geospizinae; Capitonidae; Laniidae; possibly Motacillidae.

Among orders in which no clear-cut visual phenomorphism has been recorded are all the Ratites, Caprimulgi, Trogones, Grues. Only two cases of morphism appear to be known in Anseres (*Anser coerulescens* and the Polish Swan) and one (possible) in Pici (*Lybius*).

As would be expected on general grounds, there is no marked correlation of egg- with plumage-morphism, though the two go together in *Uria aalge* (but not in other *Uria* species) and *Cuculus.*

A recognized nomenclature for morphism would much enhance the usefulness of any forther work on the subject. At the moment, some, but by no means all, obvious phenomorphs are lumped with many other types of variants under the head of *variety:* e.g. "var. *ringvia*" for the bridled morph of *Uria aalge.* I would tentatively suggest using the term *morph* with *mph.* as abbreviation. This is preferable to *phase* (and *ph.*) since the term phase is used for non-genetic distinctive forms (e.g. in locusts) as well as genetic ones.

I come finally to various cryptomorphisms. Remarkable work has been done on sensory threshold morphisms in man (see BLAKESLEE, 1935a, 1936b; and summary in HUXLEY, 1955). Most of the results concern taste and smell, but there are data on vision and we could theoretically expect to find threshold morphisms for hearing also. In some cases 2 genic threshold morphisms co-exist for 2 components of the taste or smell of a given substance or flower. In the best worked-out case (sensitivity to PTC or phenylthiocarbamide) sexual, ethnic and geographical variations in morph-ratio occur. A threshold morphism for PTC apparently identical with that of man and therefore at least

15 million years old, has also been demonstrated for apes (Fisher, Ford and Huxley, 1939) and a somewhat different one for rats, but apparently no other non-human organism has been examined for sensory threshold morphisms, though this would be of great interest from the angles of genetics, of physiology and of evolution.

In respect of threshold for any unpleasant taste, birds should prove as easy to test as chimpanzees were (Fisher, Ford and Huxley, 1939), and auditory and visual tests should be possible. Ford (*in verbis*) has suggested to me that red-green colour-blindness might be advantageous for certain birds, since it enables colour-blind human observers to detect cryptically coloured larvae (e. g. of the Emperor Moth *Saturnia pavo*) much more readily than is possible to normal persons. A balanced morphism resulting in a moderate frequency of colour-blind individuals might be of selective advantage in certain birds, in enabling the species to take advantage of a wider range of prey.

Blood-group (antigenic) morphisms have only been investigated in a few species of birds, and these mostly domestic varieties (Briles *et al.*, 1953; McGibbon, 1945), though Irwin's work (1947, 1953) on doves shows the great interest of using wild species, for instance in elucidating the comparative genetics of antigenic characters within a genus.

During the last 2 years, various human blood-group morphs have been shown to possess selective advantages or disadvantages, as R. A. Fisher prophesied would be the case a quarter of a century ago. Thus O persons are nearly 35% more likely to develop peptic ulcers than A's, while A's are more likely to develop cancer of the stomach. A similar genetic-pathological analysis of e. g. breeds of domestic fowls would be of great interest.

Various human populations are dimorphic for sickle-cell anaemia. This is due to a dominant gene which is lethal or sublethal in double dose. In single dose, however, it confers considerable protection against malaria, and accordingly its frequency is high only in highly malarious areas (Allison, 1954; and see Huxley, 1955). The thalassemia gene has a rather similar distribution and function, and may be an allele of the sickle-cell gene. Since birds suffer from avian malaria, it would be of great interest to discover whether anything analogous occurs in them.

Conclusion

In conclusion, it will I hope be clear that morphism provides a widespread and important form of intra-specific differentiation in birds. It originates automatically whenever a genic or chromosegmental mutation arises which possesses double-dose disadvantage. On the resultant intrinsic selective mechanism, natural selection may later build up extero-adaptations of extrinsic selective value (e. g. egg-mimicry in cuckoos). In many cases the invisible crypto-morphism of the intrinsic selective mechanism is accompanied by visible phenomorphism in respect of apparently non-adaptive "correlated characters" (e. g. colour in *Colias*); and such non-adaptive characters are often the only indications of a morphism (colour-"phases" of many bird species). They may then show ratio-clines in morph-frequency, and the correlation of these with geographical or ecological gradients may then shed light on the selective value of the underlying genetic morphism.

Morphism may also arise from meristic discontinuity (clutch-size). Its genetic mechanism will then be quite different and will not involve double-dose disadvantage.

Morphisms in behaviour, song, sensory thresholds, blood-group reactions, and blood-diseases also occur, and their detailed study in birds will certainly be rewarding.

Finally, the time seems ripe for a detailed survey of the incidence of colour- and pattern-morphism in birds. The class Aves is the only group taxonomically well enough known to make such a survey possible, and ornithologists should hasten to take advantage of this possibility, especially as other comparable groups, such as mammals, are rapidly nearing the same high taxonomic level.

Finally, I wish to make grateful acknowledgements to various colleagues for information and help, notably James Fisher, David Lack, Ernst Mayr, H. N. Southern, R. Moreau, Bruce Campbell, and Peter Scott.

REFERENCES

Aird, I., and Bentall, H. H. (1953): (Blood-groups and disease.) Brit. Med. J. April 11th, 1953: 799.
Aird, I., Bentall, H. H., and Mehigan, J. A. (1954): (Blood-groups and disease.) Brit. Med. J. August 7th, 1954: 315.
Allan, T. M. (1954): (Blood-groups and general fitness.) Brit. J. Prev. Soc. Med. *7:* 22.
Allison, A. C. (1954): (Sickle-cell anemia.) Brit. Med. J. February 6th, 1954: 290.
Baker, E. C. S. (1942): *Cuckoo Problems.* London.
Barber, H. N. (1954): (Melanism, Rabbit.) Nature.
Bateson, W. (1894): *Materials for the Study of Variation.* London.
– (1913): *Problems of Genetics.* London.
Bateson, W., and Bateson, G. (1925): (*Perdix.*) J. Genet. *16:* 101.
Beirre, B. P. (1952): *British Pyralid or Plume Moths.* London.
Berndt, R., and Reinecke, R. (1951): (Garden Warbler, song.) Orn. Mitt. *3:* 193.
Blakeslee, A. F. (1935a): (Sensory thresholds.) Sci. Monthly *41:* 72.
– (1935b): (Sensory thresholds.) Science *81:* 504.
Bond, R. M. (1949): (Gyrfalcon.) Condor *51:* 228.
Briles, W. E., *et al.* (1953): (Blood-groups, fowls.) Genet. *37:* 359.
Cain, A. T., and Sheppard, P. (1950): (*Cepaea.*) Hered. *4:* 275.
Chapin, J. P. (1947): (*Chlorophoneus.*) Auk *64:* 53.
Cole, L. J., *et al.* (1949): (Bobwhite.) Auk *66:* 28.
Cooch, G. (1952): (*Anas acuta.*) Can. Field Nat. *66:* 111.
Cott, H. B. (1940): *Adaptive Colouration in Animals.* London.
Delacour, J. (1954): *Wildfowl of the World,* I. London.
Dilger, W. C. (1953): (Duet, Barbet.) Condor *55:* 220.
Dobzhansky, T. (1951): *Genetics and the Origin of Species* (3rd ed.). New York.
Drost, R. (1936): (*Muscicapa hypoleuca.*) Vogelzug *7:* 179.
Ferry, C. (1952): (Blackcap, song.) Alauda *20:* 109.
Fisher, J. (1952): *The Fulmar.* London.
Fisher, J., and Lockley, R. M. (1954): *Seabirds.* London.
Fisher, R. A. (1930): *The Genetical Theory of Natural Selection.* Oxford.
Fisher, R. A., Ford, E. B., and Huxley, J. S. (1939): (Sensory thresholds, Apes.) Nature *144:* 750.
Ford, E. B. (1945a): *Butterflies.* London.
– (1945b): *Polymorphism.* Biol. Rev. *20:* 73.
– (1953): (Polymorphism, Lepidoptera.) Adv. Genet. *1953:* 43.
– (1955): *Moths.* London.
Frith, H. J. (1955): (Megapodiidae.) Acta xi Congr. Int. Orn. Basel.

Goodwin, D. (1952): *The Colour-variation of Feral Pigeons.* Lond. Bird Rept. *16:* 35.
Grant, Ch. B., and Mackworth-Praed, C. W. (1952): (*Motacilla flava.*) Bull. Brit. Mus. (N.H.) *1:* 255.
Gregor, J. W. (1938, 1939): (*Plantago maritima.*) New Phytol. *37:* 15, *38:* 293.
Griscom, L. (1948): (*Ammospiza.*) Wilson Bull. *60:* 103.
Guiler, E. R. (1953): (Melanism, Rabbit.) Nature *172:* 1091.
Gurr, L. (1954): (Blackbird in N.Z.) Ibis *96:* 225.
Harrison, H. C. (1949): (Plumage abnormalities, Geese.) Auk *66:* 164.
Harrison, J. G. (1949): (Mallard.) Brit. Birds *42:* 123.
Haskins, C. P., and Haskins, E. F. (1950): (Selection, morphic fish.) Proc. Nat. Acad. Sci. *36:* 464.
Hovanitz, W. (1953): (*Colias.*) *Polymorphism and Evolution.* Symp. Soc. Exp. Biol. VII (Evolution): 238.
Hubbs, L. L., and Bartholemew, G. A. (1951): (Heermann's Gull.) Condor *53:* 221.
Huntington, C. E. (1952): (*Quiscalus.*) Syst. Zool. *1:* 149.
Huxley, J. S. (1927): (*Forficula.*) J. Genet. *17:* 309.
– (1932): *Problems of Relative Growth.* London.
– (1942): *Evolution, the Modern Synthesis.* London.
– (1955): *Morphism and Evolution.* Hered., in press.
Irwin, M. R. (1947): *Immunogenetics.* Adv. Genet. *1:* 133. New York.
– (1953): (Blood-groups, doves.) Evol. *7:* 31.
Jinks, J. L. (1952): (Heterokaryosis, fungi.) Proc. Roy. Soc. [B] *140:* 83.
Johannsen, H. (1946): (*Motacilla flava.*) Dansk. Orn. Foren. Tidskr.
Johannsen, H. (1946): (*Motacilla flava.*) Dansk Orn. Foren. Tidsskr. *40:* 121.
Juby, D. V., and Pheasant, J. H. (1933): (*Helianthemum.*) J. Ecol. *21:* 442.
Kalela, O. (1954): (Migration.) Ann. Zool. Soc. Vanamo (Helsinki) *16:* 1.
Kluijver, H. N. (1951): (*Parus major.*) Ardea *39:* 1.
Lack, D. (1947): *Darwin's Finches.* Cambridge.
– (1943): (Partial migration.) Brit. Birds *27:* 22.
– (1947–1948): (Clutch-size.) Ibis *89:* 302, *90:* 25.
– (1952): (*Parus major.*) Ibis *94:* 167.
– (1954): (Clutch-size.) In: *Evolution as a Process,* ed. J. S. Huxley *et al.*, London.
Lee, F., and Keeler, C. E. (1951): (Pigmentation and behaviour.) Auk *68:* 80.
Legendre, M. (1940): (Avian polymorphism.) Oiseau *10:* 285.
– (1941): (Pheasant, etc.) Oiseau *11:* 1.
McGibbon, W. H. (1945): (Blood-groups, ducks.) Genetics *30:* 252.
Makatsch, W. (1952): *Der Vogel und sein Ei.* Leipzig.
Manning, T. H. (1942): (Blue and Lesser Snow Goose.) Auk *59:* 158.
Matthews, J. H. (1952): *British Mammals.* London.
Mayr, E. (1934): (*Petroica.*) Amer. Mus. Novit. No. *714.*
– (1940): (New Guinea birds.) Amer. Mus. Novit. No. *1056.*
– (1942): *Systematics and the Origin of Species.* New York.
– (1945): *Birds of the Southwest Pacific.* New York.
– (1951): *Speciation in Birds.* Proc. 10th Int. Orn. Congr. Uppsala (see pp. 111–112).
– (1955): (*Ardea herodias* and *occidentalis.*) Auk *72* (in press).
Mayr, E., and Amadon, D. (1951): *A Classification of Recent Birds.* Amer. Mus. Novit. No. *1496.*
Mayr, E., and Stresemann, E. (1950): (*Oenanthe.*) Evol. *4:* 291.
Meisenheimer, J. (1921): *Geschlecht und Geschlechter...* Jena.
Moreau, R. (1941): (Song duets.) Ibis *83:* 76.
Mörike, K. D. (1953): (Blackcap, song.) Orn. Mitt. *5:* 90.
Mourant, A. E. (1954): *The Distribution of the Human Blood-Groups.* Oxford.
Muir, R. C. (1954): (*Strix aluco.*) Bird Study *1:* 111.
Nero, R. W. (1954): (Plumage aberrations, *Agelaius phoeniceus.*) Auk *71:* 137.
Peterson, N., and Williamson, K. (1949): (*Columba livia.*) Ibis *91:* 17.
Peterson, R. (1941): *A Field Guide to Western Birds.* Boston.
– (1947): *A Field Guide to the Birds* (2nd ed.). Boston.
Pontecorvo, G. (1946): (Heterokaryosis.) Cold Spring Harbor. Symp. Quart. Biol. *11:* 193.

RENSCH, B. (1954): *Neuere Probleme der Abstammungslehre* (2nd ed.). Stuttgart.
ROBSON, G. C., and RICHARDS, O. W. (1936): *The Variation of Animals in Nature*. London.
SALOMONSEN, F. (1938): (*Lybius*.) Proc. 8th Int. Orn. Congr. Oxford (1934): 190.
– (1941): (*Cepphus*.) Meddel. Grønland *131:* 1.
– (1947): (*Plectrophenax*.) Dansk Orn. Foren. Vids. *41:* 136.
– (1951): (*Falco rusticolus*.) *Birds of Greenland*. Copenhagen.
SAUER, F. (1955): (Blackcap, song.) J. Orn. *96*:129.
SCHAANNING, G. (1922–1923): (*Lyrurus*.) Orn. Tidskr. *3:* 151.
SCHÄFER, E. (1938): (*Cinclus*.) J. Orn., Sonderheft.
SCHORGER, A. W. (1954): (*Otus asio*.) Auk *71:* 205.
SCHWARZ, M. (1953): (Blackcap, song.) Orn. Beob. *50:* 3.
SERLE, W. (1952): (*Chlorophoneus*.) Bull. Brit. Orn. Club *72:* 26.
SICK, H. (1955): (Nest-construction, Swifts.) Acta XI Congr. Int. Orn. Basel.
SMITH, S. (1950): *The Yellow Wagtail*. London.
SOUTHERN, H. N. (1943): (*Stercorarius*.) Ibis *85:* 443.
– (1944): (*Stercorarius*.) Ibis *86:* 1.
– (1945): (*Poephila*.) J. Genet. *47:* 51.
– (1951): (*Uria*.) Proc. Zool. Soc. London *121:* 657.
– (1951): (*Procellaria*.) Ibis *93:* 169.
– (1954): (Cuckoos.) In: *Evolution as a Process*, ed. J. S. HUXLEY *et al.* London.
SOUTHERN, H. N., and SERVENTY, D. L. (1947): (*Accipiter novae-hollandiae*.) Emu *45:* 331.
STEGMANN, B. (1932): (*Lyrurus*.) J. Orn. *80:* 342.
STRESEMANN, E. (1923): (*Accipiter novae-hollandiae*.) Orn. Mber. *31:* 127.
– (1925): (*Rhipidura*.) Verh. dtsch. Zool. Ges. Leipzig *30:* 159.
– (1926): *Übersicht über die "Mutationsstudien" 1–24*. J. Orn. *74:* 377.
TAVERNER, P. A. (1936): (*Buteo borealis*.) Condor *38:* 46.
TINBERGEN, N. (1953): *The Herring Gull's World*. London.
TODD, W. E. D., and FRIEDMANN, H. (1947): (*Falco rusticolus*.) Wilson Bull. *59:* 139.
VOIPIO, P. (1953): (Cuckoos.) Ornis Fennica *30:* 47.
WHITE, C. M. N. (1952): (Francolins.) Ibis *94:* 306.
WITHERBY, H. F., *et al.* (1938–1951): *The Handbook of British Birds*. London.
YARRELL, W. (1845): (*Cygnus*.) *A History of British Birds*, 2nd ed.

Zaratornis stresemanni, ein neuer Cotingide aus Peru

Maria Koepcke

Lima

Bei ökologisch-tiergeographischen Studien am westlichen Andenabhang Mittelperus wurde neben einer Reihe von Vogelarten, die aus diesem Gebiet bisher noch nicht bekannt waren, auch eine neue Cotingidenart gefunden, die sich so erheblich von ihren nächsten Verwandten unterscheidet, dass es berechtigt erschien, für sie ein neues Genus zu schaffen (M. Koepcke, 1954). Dieses als *Zaratornis* beschriebene Genus steht *Doliornis* Taczanowski am nächsten. Es besitzt die Flügelformel: 3. gleich oder wenig > 4. > 5. > 2. > 6. > 7. > 1. Zumindest das ♀ hat keine Haube oder Farbabzeichen auf dem Scheitel; das ♂ ist noch unbekannt[1].

Zaratornis stresemanni M. Koepke, 1954

Diagnose für das ♀: Kopfoberseite einfarbig schwarz, Lorum und Subokularregion weisslich; Kehle, Hals und Vorderbrust einfarbig aschgrau gegen die zimmet-ockerfarbige Brust-Bauch-Partie abgesetzt; letztere an Brust und Flanken mit schwarzer Tropfenfleckung versehen. Oberseite dunkel, mit ockergerandeten Federn. Flügel dunkel schwarzbraun mit hellen Randungen; Schwanz ungefleckt und fast gerade abgestutzt (leicht eingeschnitten).

Beschreibung des ♀: Kopfoberseite und Nacken einfarbig schmutzigschwarz; Lorum und Subokularregion weisslich; Ohrregion silberweiss, nach hinten zu in lichtes Aschgrau übergehend. Gesamter Rücken und obere Schwanzdecken schwärzlich, alle Federn ocker-sandfarben gerandet, wodurch eine sperlingsartige Musterung hervorgerufen wird. Kehle, Hals und Vorderbrust einfarbig dunkelaschgrau mit ganz schwachem, bräunlichem Anflug. Hinterbrust, Bauch- und Flankengefieder zimmet-ockerfarbig, Brust-, Bauchseiten- und Flankenfedern mit grossen schwärzlichen Apikalflecken, Bauchmitte und untere Schwanzdecken dagegen ohne Fleckung einfarbig zimmet-ocker. Flügelformel: 3. (1 mm) > 4. (1 mm) > 5. (1 mm) > 2. (4 mm) > 6. (7 mm) > 7. und 3. = 4. (1 mm) > 5. (1 mm) > 2. (4 mm) > 6. (4 mm) > 7.

Füsse des frischtoten Vogels grau (beim Balg schwarz). Iris rötlich; Schnabel graublau mit hell hornfarbener Spitze. Gewicht: 50, 55 g. Masse: Gesamtlänge 20,5 cm, Flügel

[1] Herrn Professor Dr. E. Stresemann (Berlin) und Herrn Dr. J. T. Zimmer (New York) bin ich für wertvolle Ratschläge zu Dank verpflichtet. Nicht zuletzt danke ich dem Herrn Direktor des Museo de Historia Natural «Javier Prado», Ing. B. Boit (Lima), für die Ermöglichung der erforderlichen Exkursionen nach Zárate.

111, 115 mm, Schwanz 82, 85 mm, Tarsus 27, 27 mm, Mittelzehe mit Nagel 25, 26 mm, Schabel (culmen) 15, 15 mm.

Beziehungen: Zaratornis M. Koepcke stimmt mit dem ihm am nächsten stehenden Genus *Doliornis* Taczanowski, 1874, in einer Reihe von Merkmalen überein: Schnabel schmäler als bei *Heliochera* Filippi; Abstand der exponierten und rundlichen Nasenlöcher gering; beide äusseren Handschwingen abgerundet (nicht zugespitzt wie bei *Heliochera*);



Abbildung 1. *Zaratornis stresemanni* M. Koepcke, Holotypus, etwa $^1/_2$ nat. Grösse.

Schwanz mässig lang und nahezu gerade abgestutzt; Gefieder der Ober- und Unterseite lang und weich. Ein wesentlicher struktureller Unterschied zwischen *Zaratornis* und *Doliornis* Taczanowski liegt in der Flügelformel, die für *Zaratornis* oben angegeben wurde und die nach TACZANOWSKI (1874) für *Doliornis:* 4. = 5. etwas > 3. = 6. > 2. = 7. lautet. Während bei *Doliornis* nach TACZANOWSKI die 6. Handschwinge länger ist als die 2. und die 2. gleich der 7. ist, ist bei *Zaratornis* die 6. Handschwinge um 4 mm kürzer als die 2. und die 7. bei dem Typ um 11 mm und bei dem Paratyp um 8 mm kürzer als die 2. Färbungsunterschiede zu der von ZIMMER (1936) für das ♀ von *Doliornis sclateri* Taczanowski, 1874, gegebenen Beschreibung sind vor allem: Kopfoberseite nicht grau mit dunklen Schaftstreifen, sondern einfarbig schwärzlich; Fehlen des rötlichen Farbabzeichens auf der Kopfoberseite; Lorum nicht grau, sondern weiss; Grundfarbe der Brust nicht Warm-Dunkelbraun, sondern Zimmet-Ockerfarbe.

Die Beziehungen zu *Heliochera* Filippi, 1847, sind wesentlich geringer. Strukturelle Unterschiede sind gegeben durch den breiteren Schnabel und die zugespitzten beiden äusseren Handschwingen von *Heliochera*. Die Färbung ist sehr verschieden, indem *Heliochera* sich durch eine rötliche Kopfhaube, weisse Schwanzbinde und graue Gesamtfärbung, bei der Hinterrücken, obere Schwanzdecken, Bauchgefieder und untere Schwanzdecken weiss gemustert sind, auszeichnet.

Material und Vorkommen: Zwei ♀♀ sind im Oktober 1953 auf 2700 m Höhe im lichten Bergwald von Zárate bei San Bartolomé (Zuflussgebiet des Río Rímac, oberhalb von



Abbildung 2. Lichter Bergwald von Zárate, Lebensstätte von *Zaratornis*.

Lima, westlicher Andenabhang von Mittelperu) erbeutet worden. Der Holotypus befindet sich im Museo de Historia Natural «Javier Prado», Lima, der Paratypus im Museum Alexander Koenig, Bonn. Die Vorweisung von *Zaratornis* am Ornithologenkongress ergab, dass ein ♀ in der Sammlung der Academy of Natural Sciences of Philadelphia ebenfalls der neuen Art zuzuweisen ist. Es wurde von Carriker im März 1932 bei Yánac (8° 37′ S, 77° 52′ W, Departement Ancash, westlicher Andenabhang, Peru) gesammelt.

Namengebung: Der Gattungsname *Zaratornis* wurde nach dem Locus typicus gebildet. Ich widmete die neue Art Herrn Professor Dr. Erwin Stresemann (Berlin, Deutschland), der als erster erkannte, dass *Zaratornis* generisch von den bekannten Cotingiden abzutrennen ist. Ihm lag die Paratype vor, und er hat mich mit Rat und Tat unterstützt.

Zum Lebensraum und zur Biologie von *Zaratornis stresemanni*

Der lichte Bergwald von Zárate liegt in etwa 2500–3200 m Höhe als Einsprengsel in der Bergsteppe des westlichen Andenabhanges von Mittelperu. Derartige Gebiete lichten Bergwaldes gibt es nach unseren Beobachtungen an verschiedenen Stellen der westlichen Andenseite in Mittelperu. Sie sind als eine Fortsetzung der «humid division» der «temperate zone» aufzufassen, die Chapman (1926) für Ekuador und Nordperu beschrieben hat. Es scheint, dass diese zum Teil schwer zugänglichen Vegetationszentren bis heute noch nicht näher untersucht worden sind, da lichte Bergwälder in der mir zugänglichen Literatur für den westlichen Andenabhang Mittelperus nicht genannt werden. Auch Weberbauer (1945) berücksichtigt diese Lebensstätte in seiner umfangreichen Behandlung der Pflanzenwelt der peruanischen Anden nicht. Ich fand im Wald verschiedene Vögel, die für den westlichen Andenabhang Mittelperus bisher noch nicht nachgewiesen worden waren, von denen ich an erster Stelle *Cranioleuca baroni* ssp., *Ochthoeca albidiadema jelskii* Taczanowski und *Heliochera rubro-cristata* (Lafresnaye et d'Orbigny) nenne. Dem lichten Bergwald von Zárate habe ich meine besondere Aufmerksamkeit zugewandt und ihn im Vergleich zu den übrigen mir bekannten Waldstellen genauer untersucht. Bemerkenswert ist hier das Vorkommen des Baumes *Oreopanax* spec. (Araliaceae), der ebenfalls noch nicht aus diesem Gebiet bekannt war. Die Vogelwelt des Bergwaldes ist reichhaltig. Neben den schon zum Teil genannten Waldvögeln dringen viele Gäste in den Wald ein, deren Häufigkeit in den verschiedenen Jahreszeiten schwankt. *Zaratornis stresemanni* scheint eine der selteneren Arten des Waldes zu sein. Ich sah bisher nur sechs bis sieben Exemplare, obgleich ich schon siebenmal in verschiedenen Jahreszeiten (seit Anfang 1952) mehrtägige Exkursionen in diesen Wald unternommen habe. Die beobachteten Stücke wurden im Oktober angetroffen, während im März/April trotz intensiven Suchens keines mit Sicherheit erkannt werden konnte. Entweder ist dieser Vogel also sehr selten, oder er führt Wanderungen aus; es ist aber auch möglich, dass seine Lebensgewohnheiten mit den Jahreszeiten wechseln, so dass er zeitweilig meiner Beobachtung entging. Die im Oktober beobachteten Stücke sassen auf Baumspitzen, oft ganz frei und auffällig auf kahlen Zweigen, ebenso wie es *Heliochera* meistens tut. *Zaratornis stresemanni* sitzt sehr aufrecht und erinnert in Haltung und Körperform etwas an einen kleinen Raubvogel. Die ziemlich grossen Gonaden der beiden geschossenen ♀♀ (Holotypus: Gonadenlänge 14 mm, Paratypus: Gonadenlänge 10 mm) deuten darauf hin, dass die Tiere im Oktober in Brutstimmung waren.

LITERATUR

Chapman, F. M. (1926): *The Distribution of Bird-Life in Ecuador. A Contribution to a Study of the Origin of Andean Bird-Life.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. *55*, 784 pp.

Koepcke, M. (1954): *Zaratornis stresemanni nov. gen. nov. spec., un Cotingido nuevo del Peru.* Publ. Mus. Hist. Nat. «Javier Prado» Ser. A (Zoologia), Nr. 16: 1–8, 1 pl.

Taczanowski, L. (1874): Proc. Zool. Soc. London *1874*, p. 136.

Weberbauer, A. (1945): *El Mundo Vegetal de los Andes Peruanos.* Lima, 776 pp.

Zimmer, J. T. (1936): *Studies of Peruvian Birds*, No. XXIII. Amer. Mus. Novit. 893, p. 1.

Beziehungen zwischen Halsband- und Trauerfliegenschnäpper (*Muscicapa albicollis* und *M. hypoleuca*) in demselben Brutgebiet

Hans Löhrl

Staatliche Vogelschutzwarte Ludwigsburg

Die beiden schwarz-weissen Fliegenschnäpper haben schon mehrfach die Systematiker beschäftigt, weil es sich offenkundig um Formen handelt, die sehr nahe verwandt sind. Neuerdings wird die Aufmerksamkeit auf diese Arten gelenkt durch Populationsstudien an *M. albicollis* in Südwestdeutschland (mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft) sowie an *M. hypoleuca*, vor allem in Finnland und Ostdeutschland.

Während *Muscicapa hypoleuca* grosse zusammenhängende Flächen vom Südwesten bis in den hohen Norden und Osten bewohnt, sind die Brutgebiete von *M. albicollis* vielfach voneinander isoliert. In einigen dieser Populationen von *M. albicollis* brütet auch gleichzeitig *M. hypoleuca*. Dies ist bekannt von den deutschen Mittelgebirgen Spessart, Rhön, dem Urwald von Bialovice und der Insel Gotland. Bei den Populationen entlang der Donau fehlt *hypoleuca*. In Südwestdeutschland befindet sich nördlich des Schwäbischen Jura eine Grosspopulation von *M. albicollis*, die nicht nur Wälder, sondern vor allem Obstgärten bewohnt. In demselben Gebiet kam bis vor kurzem *M. hypoleuca* nur gelegentlich als Brutvogel vor. Seit einigen Jahren zeigt sich diese Art, wohl im Zuge ihrer Ausbreitung, auch hier häufiger. Das Zahlenverhältnis erfolgreicher Bruten betrug in den Jahren 1949–1953 rund 100:1. Innerhalb zweier Populationen wurden in diesem Zeitraum etwa 700 Bruten von *M. albicollis* kontrolliert, zwischen ihnen brüteten 6 Paare von *M. hypoleuca*. 8–10mal wurden *hypoleuca*-♂♂, die keine ♀♀ fanden, während der ganzen Brutzeit beobachtet. 1949 fand ich den ersten Bastard beider Arten (Löhrl, 1950). Das Bastard-♂ war mit einem *albicollis*-♀ verpaart. Aus 7 Eiern kamen 5 Junge zum Ausfliegen. Damit ist die Fruchtbarkeit der Bastarde erwiesen. In der Zwischenzeit wurden zwei weitere sichere Bastard-♂♂ aufgefunden. Diese können leicht registriert werden, da die hier brütenden ♂♂ von *M. hypoleuca* braun und relativ hell gefärbt sind und die Farbe der Bastarde intermediär ist, also nicht schwarz wie bei *albicollis*-♂♂. Das Halsband ist nur angedeutet. Weitere Merkmale, vor allem die Verteilung der weissen Farbe an der Aussenfahne der Handschwingen wie deren Längenverhältnis, zeigen gleichfalls intermediären Charakter. Bastard-♀♀ sind nicht mit Sicherheit zu erkennen, da die Variabilität der Gefiedermerkmale bei ♀♀ grösser ist als bei ♂♂ (Löhrl, 1954).

1952 und 1953 wurden dank der Mitarbeit von K. Schwammberger und D. Schüz insgesamt 6 Mischpaare beobachtet. Bei den 4 Paaren von 1953 wurde durch Aufzucht einiger Jungen von jeder Brut die Bastardnatur der Jungen bestätigt, um sicherzustellen, dass die ♂♂ nicht erst nachträglich ♀♀ und Junge adoptiert hatten, was bei *Muscicapa albicollis* öfters verzeichnet wurde (Löhrl, 1949).

In dichten Siedlungsgebieten werden neuangekommene ♂♂ von *M. hypoleuca* von den *albicollis*-♂♂ meist heftig verfolgt, so dass es ihnen nicht gelingt, sich anzusiedeln. Dies ist nur dann möglich, wenn solche ♂♂ sehr früh eine Nisthöhle besetzt haben und für *albicollis*-♂♂ genügend freie Bruthöhlen vorhanden sind. *M. hypoleuca* ist im Kampf *albicollis* eindeutig unterlegen, worauf auch die geringere Flügellänge hinweist. Auch mehrjährige *hypoleuca*-♂♂ können von einjährigen *albicollis*-♂♂ verjagt werden, was bei *albicollis*-♂♂ untereinander niemals vorkommt. Die *hypoleuca*-♂♂ werden vielfach in Randgebiete abgedrängt, zum Beispiel in Nistkästen im Nadelwald, die von *M. albicollis* nur ausnahmsweise besiedelt werden. Manchen *hypoleuca*-♂♂ gelingt es, sich zu behaupten, indem sie die angreifenden *albicollis*-♂♂ allmählich ermüden, obwohl sie bei jedem Angriff, wenn auch nur sehr kurze Strecken, fliehen.

Zwei Mischpaare im Frühjahr 1953 kamen folgendermassen zustande: Ein schon im vorigen Jahre im Gebiet ansässiges *hypoleuca*-♂ hatte ein *hypoleuca*-♀ angelockt, das den Nistkasten besetzte. Dieses ♂ wurde jedoch von einem *albicollis*-♂ hart bedrängt, ausserdem zur Kontrolle gefangen, so dass es den Nistkasten aufgab und eine neue Bruthöhle am Waldrand bezog, 50 m entfernt. Das *hypoleuca*-♀ blieb jedoch dem einmal erwählten Kasten treu und verpaarte sich mit dem *albicollis*-♂. Das *hypoleuca*-♂, das im Vorjahr mit einem artgleichen ♀ gebrütet hatte, fand nach einiger Zeit ein *albicollis*-♀, so dass ein zweites Mischpaar entstand. Nur bei diesem *hypoleuca*-♂ gelang der Nachweis, dass es in verschiedenen Jahren mit Partnern beider Arten verpaart war.

Dies war bis jetzt der einzige Fall, wo sich ein *hypoleuca*-♂ mit einem *albicollis*-♀ paarte. Die Zahl der alljährlich ungepaart bleibenden *hypoleuca*-♂♂ deutet an, dass diese Vermischungsweise wohl nicht leicht zustande kommt. Früher (Löhrl, 1950) habe ich bereits einen Fall geschildert, wo in Nistkästen, deren Besitzer ein *hypoleuca*-♂ war, *albicollis*-♀♀ bauten, ohne dann zur Eiablage zu kommen.

Bei einem weiteren Mischpaar ist eine ähnliche Entstehung wie im ersteren Fall durchaus möglich, da sich in nächster Nähe zwei *hypoleuca*-♂♂ mit typischem Gesang herumtrieben, die dauernd von *albicollis*-♂♂ verfolgt wurden. Es wäre denkbar, dass auch hier das eine *hypoleuca*-♀ zunächst durch ein artgleiches ♂ angelockt wurde. Die Bindung der ♀♀ an die Nisthöhle ist zweifellos stärker als die an den Gatten, denn auch artgleiche ♂♂ können wechseln, ohne dass die ♀♀ darauf reagieren.

Die nahe Verwandtschaft beider Arten zeigt sich vor allem darin, dass von den festgestellten fünfzehn homologen Lautäusserungen beider Arten nur zwei mit Sicherheit unterscheidbar sind: der Gesang sowie der Warnruf, der bei *M. albicollis* auch als Lockruf vorkommt (v. Haartman und Löhrl, 1950). Der Gesang ist wohl nicht angeboren, ein Teil der *hypoleuca*-♂♂ singt wie *albicollis*. Er wird von einem Teil der ♂♂ erst nach der Ankunft im Brutgebiet umgelernt. Ein solches ♂ beobachtete ich 1951. Es brachte zunächst einige Tage den typischen *hypoleuca*-Gesang, vermischte ihn immer stärker mit *albicollis*-Strophen und sang nach einer Woche nur noch ausnahmsweise eine *hypoleuca*-Strophe, sonst reinen *albicollis*-Gesang. Die Wandlung dieses ♂ wurde auf Tonband aufgenommen. Andere *hypoleuca*-♂♂ behalten ihren Artgesang unbeeinflusst während der ganzen Brutperiode bei. Die Bastarde sangen reinen *albicollis*-Gesang, doch waren ihre Warnrufe gemischt aus solchen von *hypoleuca* und *albicollis*. Eine derartige Rufreihe wurde gleichfalls auf Tonband festgehalten.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen konnten durch ein kleines Experiment näher beleuchtet werden. 1951 vertauschte ich *hypoleuca*-Eier mit *albicollis*-Eiern, so dass die *hypoleuca*-Jungen von *albicollis*-Eltern erbrütet und aufgezogen wurden. Von 6 dieser ausgeflogenen und beringten *hypoleuca*-Jungen wurden in den folgenden Jahren 3 wiederum im Kontrollgebiet nachgewiesen. Ein ♂ sang reinen *albicollis*-Gesang und leitete diesen mit dem *albicollis*-Lockruf *sieb* ein. Wenn es angegriffen wurde, warnte es jedoch mit dem artgemässen *hypoleuca*-Warnruf. Leider wurde dieses ♂ zwei Tage lang stets von *albicollis*-♂♂ vertrieben, sobald es sich festgesetzt hatte, und verschwand daraufhin vollständig. Eine Schwester dieses ♂ brütete mit einem *albicollis*-♂ und bildete das erste Mischpaar, das also seine Entstehung unter Umständen der menschlichen Einwirkung verdankte. Ein Jahr später wurde eine Schwester dieses ♀ im Gebiet gefunden. Sie war gleichfalls mit einem *albicollis*-♂ verpaart und liess den artgemässen Warnruf von *hypoleuca* hören. Die Aufzucht der oben erwähnten *hypoleuca*-Brut durch *albicollis* hatte wahrscheinlich die Zuneigung dieser *hypoleuca*-Jungen zu *albicollis* gefördert und zur Bildung zweier Mischpaare geführt.

Die sexuelle Affinität ist dadurch charakterisiert, dass ♂♂ beider Arten die ♀♀ der anderen Art nicht von arteigenen zu unterscheiden scheinen. Beim Auftauchen in Nisthöhlennähe wird ihnen stets die Höhle mit der üblichen Zeremonie gezeigt. Die dabei hörbaren Einschlüpflaute sind bei beiden Arten für uns nicht unterscheidbar. Die mitwirkenden optischen Auslöser sind zweifellos bei *albicollis*-♂♂ mit den schwarz-weissen Kontrasten stärker als bei den braunen *hypoleuca*-♂♂. Es wäre denkbar, dass dieser Unterschied die Zuneigung der *hypoleuca*-♀♀ zu den *albicollis*-♂♂ verstärkt. Umgekehrt habe ich 1953 beobachtet, wie ein adultes *albicollis*-♀ ein balzendes *hypoleuca*-♂ heftig und ausdauernd bekämpfte und verfolgte. Das ♀ hatte zwar in der Nähe Junge, hätte aber ein *albicollis*-♂ niemals in dieser Weise behandelt. Kurz darauf liess sich ein anderes *albicollis*-♀ die Nisthöhle durch das *hypoleuca*-♂ zeigen. In vielen anderen Fällen dagegen sah ich nie, dass *albicollis*-♀♀ Bruthöhlen von *hypoleuca*-♂♂ besichtigen, was sie bei anderen Höhlen im Besitz arteigener ♂♂ sehr häufig tun, ohne sie dann immer zu besetzen.

Die Ergebnisse zeigen, dass die beiden schwarz-weissen Fliegenschnäpper eine systematische Grenzstellung einnehmen und sehr nahe verwandt sind, so dass in bestimmten Lagen, wenn keine arteigenen Partner gefunden werden oder aus anderen ähnlichen Gründen die Bildung von Mischpaaren und damit die Entstehung von Bastarden leichter erfolgt, als dies bei anderen freilebenden Arten üblich ist.

Dieser Zustand dürfte nur dann eintreten, wenn eine Art sehr stark über die andere dominiert, so dass bei der unterlegenen Art ein Mangel an Partnern besteht, während bei der anderen ein Überfluss vorhanden ist. So dürfte es erklärbar sein, dass in Populationen, in denen beide Arten nebeneinander vorkommen, ohne dass eine zahlenmässig dominiert, Vermischungen noch nicht beobachtet wurden. Immerhin sei auf die Beobachtung Tischlers in Bialovice hingewiesen, der auch dort ein *hypoleuca*-♂ mit *albicollis*-Gesang registrierte (Tischler, 1942).

Die Verhältnisse bei diesen Fliegenschnäppern erinnern am ehesten an diejenigen der Silber- und Heringsmöwe, *Larus argentatus* und *fuscus*, die sich gleichfalls nur dort vermischen, wo eine Art zahlenmässig stark überwiegt, während sie sonst reinblütig nebeneinander leben können.

Die Ergebnisse berechtigen sicherlich in keiner Weise zu einer Zusammenfassung beider Arten zu einem einzigen Rassenkreis, da das unvermischte Nebeneinanderleben beider Arten in mehreren Populationen die Verschiedenheit der beiden Spezies ebenso beweist wie die Tatsache, dass inmitten der dichten *albicollis*-Population noch reine *hypoleuca*-Paare vorkommen und sich solche zweifellos leichter bilden als Mischpaare.

LITERATUR

v. Haartman, L., und Löhrl, H. (1950): *Die Lautäusserungen des Trauer- und Halsbandfliegenschnäppers, Muscicapa h. hypoleuca* (Pall.) *und M. a. albicollis* Temminck. Ornis Fennica 27: 85–97.

Löhrl, H. (1949): *Polygynie, Sprengung der Ehegemeinschaft und Adoption beim Halsbandfliegenschnäpper* (*Muscicapa a. albicollis*). Vogelwarte *15*: 94–100.

– (1950): *Ein Bastard Halsbandschnäpper-Trauerschnäpper* (*Muscicapa albicollis* × *M. hypoleuca*). Orn. Ber. *3*: 126–130.

– (1954): *Gefiedermerkmale bei einer Population des Halsbandschnäppers* (*Muscicapa albicollis*). Bonn. zool. Beitr. *5*: 33–48.

Tischler, F. (1942): *Muscicapa albicollis* Temm. *im Urwalde von Bialowice*. Orn. Mber. *50*: 125–127.

Evolution and Bird-Migration

Finn Salomonsen
Zoological Museum, Copenhagen

This lecture deals with the evolutionary significance of bird-migration, a topic which has been widely neglected. It is only a short summary of a comprehensive paper which will be published elsewhere in the nearest future (Dan. Biol. Medd. *22*, no. 6, 1955).

The geographical variation in birds is not fortuitous, but follows certain ecological rules, of which the most important ones are Bergmann's rule, Allen's rule and Gloger's rule. These rules express correlations between geographical variation and environmental factors. Populations of different species respond to the selective forces of the environment in a parallel way and develop a number of morphological and physiological adaptive characters. In species with extensive continuous ranges the variation usually takes place as character gradients (clines), in which the correlation between the geographical differentiation and the gradually changing environment is often very accurate. The character-gradients in non-tropical birds must be regarded primarily as adaptions to the climatical and ecological conditions in the most severe winter-time with minimum temperatures and lack of food as the critical factors. The situation, extension and environmental condition of the wintering grounds of a species is, therefore, of the outmost importance when analyzing the evolutionary trends and processes of the species concerned. In migratory species the wintering grounds are completely or partially separated from the breeding area. The evolutionary consequences of this separation form the subject of this discussion.

It is a well-known fact that related species which in the breeding season are separated by habitat differences in the wintering grounds often are isolated geographically. On the basis of this evidence Lack (The Ibis 1944, p. 276) draws the conclusion "that such closely related species are potential food competitors in winter and so have evolved geographical isolation at this season as a result of differential adaptation". It can safely be assumed that the spatial segregation in the wintering grounds in some way or the other has influenced the evolution of the species in question, i.e. has contributed to change the genotype. In order to elucidate this problem more closely it becomes necessary to study the phenomenon in a more elementary state and turn the attention to the intraspecific competition in wintering populations.

It would be very inconvenient if all populations of a given migratory species spent the winter in a restricted area. This would result in a devastating competition for the limited resources of the wintering ground and give rise to other deleterious effects or overcrowding. Most species avoid this development by scattering over so wide an area as possible. The limits of the winter-range are conditioned mainly by competition with other species, geographical barriers and various extrinsic (e.g. climatical) factors. Com-

petition for food is probably the primary reason for the wide dispersal in the off-season. In many species the different populations mix freely in the entire wintering ground. Populations which in this way are united in a common winter-quarter I propose to call *synhiemic*. Ordinarily the dispersal in winter has been achieved by a spatial division of the available wintering-grounds among the different populations. Such populations which have separate winter quarters could be called *allohiemic*. In some species the populations hold an intermediate position between the state of synhiemy and that of allohiemy, in other species some populations are synhiemic while others are allohiemic.

The distinction between synhiemic and allohiemic populations is important when discussing the evolutionary significance of migration. In most species a certain degree of allohiemy will no doubt gradually be established. Selection will produce various hereditary differences between the members of allohiemic populations, in direction and choice of migration route, in time and speed of migration (i.e. in the strength of the urge or instinct of migration), and finally in the adaptation to local climatic and other environmental factors in the winter-ground. While the adult birds return year after year to a restricted winter-quarter, as shown by ringing in various species, immature birds to a considerable extent scatter in the wintering-grounds and in this way reduce the effects of allohiemy.

Both synhiemy and allohiemy have certain advantages. When comparing the status of allohiemic and synhiemic populations it is obvious that the greatest amount of evolutionary potentiality is available to allohiemic populations. In synhiemic populations, on the other hand, the intrapopulational variability in winter is much greater (best to be seen, of course, when the populations are subspecifically different), because the variability is not reduced by local differences in the selection pressure in winter-time. The main advantage of synhiemy is consequently to be sought in the fact that a larger number of gene-combinations, with a greater variation in adaptive value, will be preserved than under the rigid system of allohiemy. This is of particular importance in case of environmental changes.

Lack of time makes it impossible here to deal in details with the various types of migration in synhiemic and allohiemic species. Strict synhiemy is most often found in sea-birds, but also in surface-feeding ducks, in birds undertaking irruptions and in a number of land-birds.

The "leap-frog migration" is one of the most interesting types of migration and shall be briefly mentioned. In species with leap-frog migration the northern populations during their migration in the autumn pass through the winter-quarters of the southern populations and winter south of these. The first to draw attention to this form of migration was Swarth in his study of the Fox-Sparrow (*Passerella iliaca*) in western N. America (Univ. California Publ. Zool., 1920, *21*: 75). Stresemann, more recently (Aves, in Kükenthal's Handb. Zool., 1934, p. 666), has added a number of characteristic examples (*Hirundo rustica*, *Motacilla flava*, and others).

When discussing the adaptive variation in a species with leap-frog migration it is obvious that the selection by environment in the winter quarters influences the populations in just the opposite way of that in the breeding areas. According to Bergmann's rule the northern population *A* when under the conditions of the breeding area will

tend to attain larger proportions than the southern population *B*, but in the winter-quarter *A* will to the contrary tend to be smaller than *B*. Consequently these two influences counteract each other. In some species the summer-influences, in other species the winter-influences are the superior ones and stamp the morphology of the populations, while in other instances a certain balance between the two influences is reached. The result of the fight between the counteracting influences is dependent on the degree of difference in the selection pressure in the breeding areas and the winter-quarters, respectively.

As an indisputable example of the significance of the winter-influences the Redshank (*Tringa totanus*) can be mentioned. This species spend a comparatively long period in the winter-quarters, leaving the breeding area as early as in July-August. The winter-quarters of the European populations extend over an enormous area from Iceland to southern Africa, and the wintering populations, which are allohiemic to a high degree, are consequently exposed to great differences in selection pressure, much greater indeed than in the breeding area. This leads to the *a priori* assumption that selection in the winter-quarters is the main factor in the adaptive variation. The geographical variation in size agrees with this supposition; cf. SALOMONSEN (1954, Dansk Ornith. Foren. Tidsskr. *48:* 94). A similar case, still more pronounced, forms the Ringed Plover (*Charadrius hiaticula*).

In order to get a closer knowledge about the evolutionary significance of bird-migration it is necessary to make a detailed analysis of single species, including a study of the adaptive variation, the ecological amplitude and the influence of the environmental factors. What has been given in this lecture has been only an adumbration. Nevertheless, the theories set forth may open up new possibilities and add to the understanding of the mechanisms in avian evolution.

The Sub-human Capacities for Species Recognition and their Correlation with Reproductive Isolation

H. Spurway

Department of Biometry, University College, London, England

In a recent discussion by Lorenz (1951) of his (1935) major addition to William James' (1891) *law of inhibition of instincts by habits*, the former states: "If, in our experiments, we let a young bird become imprinted 'erroneously' to another than its own species, we never yet found the subject's responses irreversibly fixated on the individual that had induced the imprinting process, but only on the species of that individual. This is particularly surprising in those cases, in which young birds have been imprinted to the human species whose individuals show such an extreme breadth of variation."

Seitz (1940–42) has shown that individuals of some cichlid species when reared isolated from members of their own species (?genus ?class) would perform some reactions to dummies which normally reared individuals would not perform. Whenever this experimental technique produces these results, I suggest we may legitimately speak of the animals learning some attributes of their species, even though, as I will discuss below, the word "imprinting" is so widely misunderstood that it may have to be dropped.

Thorpe has added to our knowledge of these processes. He discussed in (1951) the evidence that some birds can be imprinted to different species for different activities; in (1950) the evidence that these processes are widely distributed in the animal kingdom, and in (1943–44) showed that partners for interspecific relations can be learnt in a similar way. In all these publications he compares these processes with the song learning of many passerines, and with territorial learning in both insects and vertebrates.

Unfortunately Lorenz (1935) is often misquoted as stating that the sexual partners are chosen from the species that evoked the "following reaction" of Spalding (1873) and the term "imprinting" has come to suggest a sudden capacity to be sexually fixated by a short experience of the experimental object long before puberty. Examination of the case histories of animals who perform some of the activities connected with reproduction towards human beings, all reveal that they were isolated from their own species and in human company during puberty or fledging, and give no indication whether the development of the fixation was a sudden process or not (e. g. Räber, 1948). James (1891) makes clear that the best known of the habits which limit, inhibit and circumscribe instincts, is the habit of reacting with some child-movements to human beings. Bird and mammal husbandry depends on this habit, which Sauer (1952) points out is better verbalized in almost all cultures than in our own.

This paper is an argument that "species" and its synonyms are the words we give to the categories which evoke these learning processes in ourselves. Some of the species problem is due to our discovery that the species-analogue for other animals does not correspond exactly with our own. I suggest that the specific category appears the least arbitrary because it is recognized by capacities which are prehuman and prelinguistic. It is doubtful if either the higher or the subspecific categories in taxonomy could be considered without linguistic tools. LORENZ (personal communication) has stated that children point out a higher category by saying "There is an animal *like* an x".

The most important feature of these species-recognition processes in addition to those discussed by JAMES (1891) and LORENZ (1951) is that they proceed without obvious bribes or reinforcement, except the reinforcement provided by unimpeded activity, which is the Aristotelian definition of happiness. This activity seems more nervous than muscular. In this, these animal lessons (HALDANE and SPURWAY, 1954) resemble the more intellectual of human activities, but they can also be compared with consummatory acts.

Species, or I would prefer to say specific differences (HALDANE, 1948), are not only objective but have exerted selection pressures producing adaptations which are demonstrable in the behaviour of animals belonging to several groups. It becomes difficult to make a species concept at all, not merely to apply such a concept, when human beings contemplate the past, or a large area of the earth's surface, or use a recent technical extension of their sensory capacities. That is to say difficulties arise in environments for which our nervous systems have not evolved stabilized adaptations.

I suggest the *common noun* of vernacular speech represents this unsophisticated category. In English, words like *finch* and *tit* are nearer to Linnean genera than Linnean species, but nouns like dace (*Leuciscus leuciscus*), chub (*Leuciscus cephalus*), herring (*Clupea harengus*), pilchard (*Clupea pilchardus*), hobby (*Falco subbuteo*), peregrine (*Falco peregrinus*), show the results of attention due to ecological importance. That some species like *Gallus domesticus*, *Bos taurus* and *Homo sapiens* have no singular specific name in English shows the extreme result of this detailed attention.

Several philosophies have contributed to our vocabulary for the categories derived from the human uses of these capacities. In translations of PLATO εἶδος is rendered as *idea*, and in translations of ARISTOTLE as *species*. The latter used the word interchangeably with γένος even though etymologically γένος referred to breeding potentialities and is the root of our word *genotype*, and εἶδος, like *species*, had a connotation of visual perception and thus approaches *phenotype* in meaning. The adjectives *genuine* and *specious* are culturally descended from the same antithesis. MAYR's (1946a) term *non-dimensional species* for the aggregates for which our recognition is developmentally stabilized bears a verbal resemblance to what has come to be meant by a Platonic idea.

What then is the relation between the species as diagnosed by taxonomists (and probably other vertebrates) and the genetic divergence of populations to the degree when intermediates are not discoverable in samples even by modern and fortunate techniques, as in the genus *Drosophila*? When we have investigated in a few more genera the genetic structure of the populations grouped as a species, and compared these with the structure

of the populations grouped in related species, will we return to DARWIN's sense of freedom "from the vain search for the indiscovered and undiscoverable essence of the term species"?

Recent work is supporting MAYR's (1948) "*a priori* assumption that the development of incipient isolating mechanisms in geographically distinct populations is a prerequisite of geographical speciation. Two populations can invade each other's ranges without losing their identity only *after* such mechanisms have developed." (I would prefer to use the verb *to evolve* where MAYR has used *to develop* in this passage.) Reproductive isolation is a necessary, but not sufficient criterion of specific distinction. In well studied groups it is being discovered between populations whose elevation to specific rank would be an admission that classical taxonomy has been a worthless study of the external world, e. g. in *Cobitis* loaches (MINAMORI, 1952), in Anura (MOORE, 1950 and earlier, 1954) in *Triturus* salamanders (SPURWAY, 1953), in *Drosophila pallidipennis* (PATTERSON and DOBZHANSKY, 1945).

Such isolating mechanisms can be thought of as pleiotropisms of genetic divergence evolved under selection pressures for other attributes (MULLER, 1942). They were the only isolating mechanisms considered by DARWIN. DOBZHANSKY (1951, p. 208, and earlier) has suggested however that once diverging populations become sympatric the occurrence of mal-adapted gene combinations will exercise selection pressures preventing their formation. Since "an isolating mechanism which prevents the transfer of sperm to the wrong kind of female is obviously much more efficient than a mechanism which permits the transfer of sperm that is either killed in the tract of the female before it can fertilize any eggs or that produces more or less inviable zygotes" (MAYR, 1948) we would expect Dobzhanskian mechanisms to be commonly, if not exclusively, behavioural. DOBZHANSKY cites evidence that such mechanisms exist and KOOPMAN (1950) was able to manipulate selection pressures to alter them experimentally.

However the motor patterns of courtship behaviour, which a human sees directly, have so far been found to vary little between species. This suggests that the effect of Dobzhanskian selection must be sought on the perceptual side of behaviour, about which only presumptive evidence can be obtained, even by experiment. Changes in threshold to sign stimuli are brought about by changes in those physiological processes which are referred to in many schools of behaviour by the unfortunate slang word "drive". Drive is notoriously variable between individuals (e. g. KINSEY *et al.*, 1948) and between populations (e. g. SPIETH, 1950).

I only know of one comparison of specific differences in behaviour which suggest that these are the result of selection for such differentiation. This is PUMPHREY's (1955) description of the serenade made by the male of the grasshopper *Chorthippus albo-marginatus*, necessary for female acceptance of copulation. This is a signal by which the male can inhibit an inhibitory movement (dubiously a signal in the sense of HALDANE, 1954) made by a female, and PUMPHREY has never seen a conspecific male kicked off twice. But the males of at least one species that do not perform this serenade are invariably kicked off by *albo-marginatus* females.

The active movements by which the females of many species of *Drosophila*, e. g. *subobscura*, repel males of other species are however also used to repel con-specific

males, and were probably evolved for this. I know of no male inhibitor of such female inhibitors. Such inhibitory signals may permit female choice in species like those of the genus *Drosophila*, where males initiate immediately precopulatory activities, but do not perform these on a fixed territory.

Since, in the higher metazoa, all individuals must be considered genetically different, it follows that some matings will produce a larger proportion of efficient offspring, or more efficient offspring than others. Therefore the most general selection pressure in favour of preliminary ceremonies before insemination may be to introduce a non-random element into fertilization. The function of courtship is to break down. The actual basis of this choice, or non-equivalent behaviour to members of the opposite sex, must be very variable, but a number of workers are obtaining evidence that it exists. We take for granted in our own species that we select those individuals with whose gametes we wish ours to collaborate on the basis of some information received from their somatic phenotype, even though we distrust attempts to verbalize what this information is. This difficulty in verbalization may be because the relevant information differs for every pair, and thus has no cultural basis. It is harmonious with what we know of the genetic structure of populations to make a Darwinian comparison with the practices of husbandry. Just as a husbandman traditionally mates together individuals which, according to some genetic theory, will compensate for each other's "faults", so during courtship a similar compensatory recognition process may be attempted. Unsophisticated people believe that this should occur in human beings. However, in discussions of animal courtships (e.g. Tinbergen, 1953) the argument is inverted and the avoidance of mating with a member of another species is stated to be one of the functions of, i.e. a final cause of, i.e. exerts a selection pressure in favour of, the existence of courtship ceremonies. If ethological isolation is a minor consequence of mating displays, this would provide one explanation of why these usually differ only quantitatively within a genus, which is unexpected from Dobzhansky's argument.

It may be efficient to separate attributes providing inhibitory stimuli (i.e. stimuli which change the physiology of the perceiver so that all other stimuli provided by the emittor cease to be effective) from the classical releasers of Lorenz (1935) and Tinbergen (1948 and 1953), partly because these authors have not discussed them. Also on theoretical grounds changes in the reactions producing and perceiving inhibitory stimuli would be expected to play a larger part in the evolution of isolating mechanisms than changes in releasers, because the absence of one sign stimulus seldom, if ever, prevents an activity from continuing. Such an evolutionary history is suggested by Milani's (1951, and personal communication) comparison of how the males of the five European members of the *obscura* group respond to the contacts of their own pulvilli with the cuticles of male and female flies, both conspecific and not, corpses and models.

The closely related Nearctic *D. pseudoobscura* and *persimilis* (behaviourally, but not morphologically, distinguishable from one another) respond to the inhibiting signal provided by *D. subobscura* (Wallace and Dobzhansky, 1946), but have no inhibiting signals in their own courtships, nor do the females provide stimuli which inhibit the courtship of alien males. Therefore during an interspecific courtship a male may behave frantically, not being dismissed but seldom being accepted (Mayr, 1946c). This raises

questions about these rare acceptances which the antitheses of LORENZ (1950) permit us to ask with a, perhaps deceptive, clarity. How much does the courtship lower "the threshold of responsiveness" or provide "external stimulation of female drives" or influence the water-pressure internally pressing on the sluice gate, in McDOUGALL's (e.g. 1928) old hydraulic metaphor? Courtship has long been known to have this function in vertebrates. And how much does courtship act by providing sign stimuli releasing lower centres from the inhibitory effects of higher centres in the sense of HUGHLINGS JACKSON, or in other words does it open the sluice gate from outside? This function has again been demonstrated in vertebrates.

The comparative ethological technical vocabulary can be given sounder physiological reification, at least for vertebrates, than either LORENZ or TINBERGEN have yet achieved (see HALDANE, 1955). Its chief weaknesses are probably due to it being based almost exclusively on observation of visual signalling.

The concept of release from inhibition by the higher centres provides an alternative explanation of what MAYR (1946b) calls "the relative desirability of hybrid females" compared with conspecific females which he observed in multiple choice experiments. This explanation I owe to conversation with J. M. RENDEL at the time when MAYR's paper was published. RENDEL (1945) had previously been impressed by the fact that mutant females accepted males after shorter courtships than wild-type animals, and concluded that, as in man, almost all mutants gross enough to be observed would effect the functioning of the higher (in vertebrates cerebral) centres. In human language the village idiot is relatively easy to seduce. A similar disorganisation of functioning would be expected in species hybrids which even to a human observer lack the epigenetic stabilizations of the parent species. Therefore such hybrid females would be less exacting as to the precision with which they were given sign stimuli.

That the hybrid females were found to have been inseminated more frequently by the males of the species that was their mother also suggests that the female reactions are relevant to this phenomenon. Such females while larvae were exposed to maternally inherited stimuli. Maternal inheritance has been demonstrated in many characters of these hybrids, and MAYR and DOBZHANSKY (1945) discovered that the sexual behaviour of males was susceptible to conditioning during imaginal life. These authors' unsuccessful attempt to lower the sexual isolation between the species by rearing the larvae in mixed cultures would have been expected to fail, if processes resembling vertebrate species learning were being hypothesized (PROMPTOFF, 1944).

Most interspecific courtships seem to an observer to be half-hearted; the partners simply do not stimulate each other sufficiently.

Neither *Drosophila* inhibitors, nor differences between releasers provide evidence as to the selection pressures under which they evolved.

DOBZHANSKY stated his hypothesis of selection for isolation in 1937. It is disconcerting how little evidence he can produce for it in 1951 (even though this evidence is good), and especially how little he can say about differences in the "comparative anatomy of behaviour" which have been evolved under this pressure.

In the genus *Drosophila* this failure is probably due to our helplessness in appreciating the flies' chemical and tactile senses. But in this genus, as in so many others, the copula-

tory apparatus, i.e. those structures that can provide exteroceptive stimuli necessary for the consummatory act whose performance has the closest correlation with Darwinian fitness (or reproductive advantage), are the most profitable to examine for characters by which to distinguish between species. The classical explanation of such structures as mechanical locks and keys has not been confirmed, but MAYR's (1946c) description of the breakdown of interspecific copulations between *D. pseudoobscura* and *D. persimilis* suggests that the external genitalia are under Dobzhanskian selection pressures to provide species-specific consummatory stimuli (BASTOCK *et al.*, 1953). This is supported by MAYR's (1948) statement that less sperm is transferred by an interspecific than by an intraspecific mating. However (1950, and personal communication) he himself considers that copulatory failure is due to inadequate stimulation by olfactory senses and not through tactile senses of the genitalia.

But to return to vertebrates and birds in particular, LORENZ' discovery of the specific character of the habits formed during limited periods of infancy suggests that we have been searching for isolating mechanisms in the wrong period of the life cycle, at least in this phylum.

Taxonomists must use characters that are constant, both to recognize their groups (a process which is often non-verbal) and to describe them. Constancy of phenotype implies constancy of some selection pressure. It need not imply constancy of the genotype producing it (HARLAND, 1941). In their discussion of the genus *Oenanthe*, MAYR and STRESEMANN (1950) suggest that the selective advantage of characters useful in taxonomy must often be sought in pleiotropisms unavailable to a taxonomist. This seems unlikely to a geneticist, who becomes familiar while keeping a stock of a domestic or laboratory breed, for example crested poultry, with the range of variation of pleiotropisms such as the skull and brain deformities when one character only (the crest) is under selection (DARWIN, 1875). Making an experiment in formal genetics cannot help revealing the range of such pleiotropisms against a segregating genetic background which, however, contains a fraction of the genetic variation of the species. Geneticists (e.g. DOBZHANSKY, 1951, p. 24) have long emphasized that the constancy of "wild-types" reveals stabilizing selection pressures.

Evidence is also accumulating that characters useful to a taxonomist have a much simpler genetic determination than would have been predicted, i.e. have a simple (perhaps invariable) sequence of changes between the primary gene action and the character scored. This suggests, but does not prove, that this sequence is short and therefore that few pleiotropisms are to be sought, though of course it is a property of living material that a single chemical change cannot take place without an inevitable complementary process, i.e. all genes are pleiotropic. The most striking visual differences between species of pheasants (DANFORTH, 1950) and swallowtail butterflies (CLARKE and SHEPPARD, 1953, and personal communication) and between subspecies of newts (SPURWAY, 1953, 1954) seem due to a small number of pairs of allels. The expression of these may be modified by the genetic milieu, but in the butterflies and newts segregations resembling those of polymorphs in the same population are obtained. Both these groups resemble *Oenanthe* in that some populations are polymorphic for characters ubiquitous in other populations.

Such segregations suggest either that one of the allels arose from the other by mutation and spread through a population, or that some secondary simplification of the genetic determination of alternative developmental processes (FORD, 1953) has been evolved, i.e. that there has been some selection in favour of the characters as we appreciate them. Finally the Mendelian segregations are observed in the survivors of premetamorphic and metamorphic mortality among the second generation hybrids. Therefore the responsible allels are segregating independently of the genetic bases of normal development, which differ in the different species and subspecies, as the hybrid breakdowns reveal.

Thus the genetical considerations suggest that the characters used by human beings to define groups are correlated with some activities of the subjects grouped, and not only with the sense organs and habits of taxonomists, and I think we can suggest what these activities are.

If we consider our working hypotheses about intraspecific, supraspecific and specific categories, we have *a priori* expectations of the sort of adaptation with which they will be correlated. Subspecific characters useful to a taxonomist will be correlated with, and therefore by Occam's razor, probably causally related to, adaptations for living in different geographical regions. Generic and higher categories are correlated with, and probably causally related to, adaptations that have permitted at least two unoccupied ecological niches to be discovered–or created–in the biosphere. Both these categories are causally related to adaptations to the totality of the environment, though most of the subspecific adaptations can be regarded as subservient to it; and the supraspecific are the rare adaptations that give power, i.e. the evolution of a higher category is dependent on an aromorphosis (SEWERTZOFF, 1931), however small. But the specific category is correlated with reproductive isolation, that is to say is correlated with the social behaviour of nearly related animals, even though this reproductive isolation may be entirely, and according to MAYR is always primarily, due to ecological specialization.

The comparative ethologists (e.g. LORENZ, 1935, 1951; TINBERGEN, 1948, 1953) are confident that they can recognize social releasers aesthetically, and they take for granted that these are often the most obvious characters used by taxonomists. However they provide very little evidence as to what are the characteristics that make the learning of the correct species so much more rapid and more stable than an incorrect substitute (PROMPTOFF, 1944; BOYD and FABRICIUS, 1955, and personal communication), though they say enough to suggest that these may coincide with the barely verbalizable taxonomic characters on which we human beings often rely.

Since DARWIN we have thought of higher categories as hypotheses about the evolutionary past, and discussion of them is discussion of why the characters by which we define them are thought to indicate relationship. If we faced up to our present definition of a species, which is a comparable hypothesis about the future (MAINLAND, 1942), and considered any specific description incomplete that did not describe why the individuals covered by it do not mate with the members of the several species we hypothesize as related to them, we might discern the adaptive significance of our taxonomic characters, and we might discover the results of Dobzhanskian selection pressures.

This will make little difference to the taxonomy of some groups, most probably those

with senses comparable with our own. But it may be most difficult to perform in just these groups, because there our species perception, like the rest of our Umwelt, most resembles an animal's, both unverbalizable, and confusable with that of the species we are studying. A technique not performed by another species, for example chemical analysis instead of smelling, applied to a group with senses differing from our own might produce a revolution in current taxonomy, but might introduce a rationalization into that discipline comparable with the rationalization introduced by the concept of phylogeny.

To sum up: the word *species* represents attempts to describe objective phenomena in terms of similarities. Discussion of these has been and still is central in European philosophy. LORENZ' discovery that non-human animals react to comparable similarities is a fundamental contribution to this discussion for two reasons. Firstly, it reveals that these recognitions are pre-linguistic and cannot be logical. Therefore it makes me doubt the constructiveness of attempts to define a species, and of attempts to base taxonomy on a consistent application of such a definition. "In short, we shall have to treat species in the same manner as those naturalists treat genera, who admit that genera are merely artificial combinations made for convenience" (DARWIN, 1859) because we have realized that our nervous capacities are evolving like those of non-human animals solely to serve our "convenience". It is no coincidence that taxonomy as we know it developed when the dominance of our species began to cover the planet.

Secondly it may be easier to describe objectively what similarities are important to non-human species than it is to verbalize our own subjective reactions to such similarities. Discovery of the means by which animals distinguish between the fellow members of their own aggregate and the members of aggregates from which they are reproductively isolated in environments for which they are epigenetically stabilized, might throw light on the selection pressures producing the differences which we human taxonomists use to distinguish them.

I wish to thank Dr. ERNST MAYR for considerable help with both the form and the content of this paper.

REFERENCES

BASTOCK, M., MORRIS, D., and MOYNIHAN, M. (1953): *Some Comments on Conflict and Thwarting in Animals.* Behaviour *6:* 66–84.

BOYD, H., and FABRICIUS, E. (1955): Sixth Annual Report of the Severn Wildfowl Trust.

CLARKE, C. A., and SHEPPARD, P. M. (1953): *Further Observations on Hybrid Swallowtails.* Supple. Ent. Record *65*, No. 9: 1–12.

DANFORTH, C. H. (1950): *Evolution and Plumage Traits in Phasianus × Chrysolophus Hybrids.* Evolution *4:* 301–315.

DARWIN, C. (1859): *On the Origin of Species.* Reprinted 1950, London.

— (1875): *The Variation of Animals and Plants under Domestication.* 2nd ed. London.

DOBZHANSKY, TH. (1951): *Genetics and the Origin of Species.* 3rd ed. New York.

FORD, E. B. (1953): *The Genetics of Polymorphism in the Lepidoptera.* Advances in Genetics *5:* 43–87.

Haldane, J. B. S. (1948): *Differences.* Mind [N. S.] *57*, No. 227: 294–301.
– (1954): *La signalisation animale.* Année biol. *58*, T. 30: 89–98.
– (1955): *Les aspects physico-chimiques des Instincts.* Fondation Singer-Polignac, Colloque International, sur l'Instinct, Juin 1954.
Haldane, J. B. S., and Spurway, H. (1954): *A Statistical Analysis of Communication in Apis mellifera, and a Comparison with Communication in Other Animals.* Insectes Sociaux *1:* 247–283.
Harland, S. C. (1941): *Genetical Studies in the Genus Gossypium and their Relationship to Evolutionary and Taxonomic Problems.* Proc. 7th int. genet. Congr. 1939 (Edinburgh). Cambridge. Issued as a supplementary volume to J. Genet.: 138–143.
James, W. (1891): *The Principles of Psychology.* Vol. 2, London.
Kinsey, A. C., Pomeroy, W. B., and Martin, C. E. (1948): *Sexual Behavior in the Human Male.* Philadelphia and London.
Koopman, K. F. (1950): *Natural Selection for Reproductive Isolation Between Drosophila pseudoobscura and Drosophila persimilis.* Evolution *4:* 135–145.
Lorenz, K. Z. (1935): *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels.* J. Orn. *83:* 137–213, 289–413.
– (1950): *The Comparative Method in Studying Innate Behaviour Patterns.* Symp. Soc. exp. Biol. *4:* 221–268. Cambridge.
– (1951): *The Role of Gestalt Perception in Animal and Human Behaviour.* In: *Aspects of Form.* London and Bradford.
McDougall, W. (1928): *An Outline of Psychology.* London.
Mainland, G. B. (1942): *Genetic Relationships in the Drosophila funebris Group.* Univ. Texas Publ. 4228: 74–112.
Mayr, E. (1946a): *The Naturalist in Leidy's Time and Today.* Proc. Acad. Sci. Philadelphia *98:* 271–276.
– (1946b): *Experiments on Sexual Isolation in Drosophila,* VI. *Isolation Between Drosophila pseudoobscura and Drosophila persimilis and their Hybrids.* Proc. nat. Acad. Sci. Washington *32:* 57–59.
– (1946c): *Experiments on Sexual Isolation in Drosophila,* VII. *The Nature of the Isolating Mechanisms Between Drosophila pseudoobscura and Drosophila persimilis.* Proc. nat. Acad. Sci. Washington *32:* 128–137.
– (1948): *The Bearing of the New Systematics on Genetical Problems. The Nature of Species.* Advances in Genetics *2:* 205–237.
– (1950): *The Role of the Antennae in the Mating Behaviour of Female Drosophila.* Evolution *4:* 149–154.
Mayr, E., and Dobzhansky, T. (1945): *Experiments on Sexual Isolation in Drosophila,* IV. *Modification of the Degree of Isolation Between Drosophila pseudoobscura and Drosophila persimilis and Sexual Preferences in Drosophila prosaltans.* Proc. nat. Acad. Sci. Washington *31:* 75–82.
Mayr, E., and Stresemann, E. (1950): *Polymorphism in the Chat Genus Oenanthe (Aves).* Evolution *4:* 291–300.
Milani, R. (1951): *Osservazioni comparative ed esperimenti sulle modalità del corteggiamento nelle cinque specie Europee del gruppo "obscura".* R. C. Ist. lombardo *84.*
Minamori, S. (1952): *Physiological Isolation in Cobitidae,* I. *Two Races of the Striated Spinous Loach with Special Reference to the Difference in their Embryonic Respiration.* J. Sci. Hiroshima University *13:* 1–14.
Moore, J. A. (1950): *Further Studies on Rana pipiens Racial Hybrids.* Amer. Nat. *84:* 247–254.
– (1955): *Geographic and Genetic Isolation in Australian Amphibia.* Proc. 9th int. Genet. Congr. 1953 (Bellagio).
Muller, H. J. (1942): *Isolating Mechanisms, Evolution and Temperature.* Biological Symposia *6:* 71–125.
Patterson, J. T., and Dobzhansky, T. (1945): *Incipient Reproductive Isolation Between two Subspecies of Drosophila pallidipennis.* Genetics *30:* 429–438.
Promptoff, A. N. (1944): *Vocal Imitation in the Passeriformes as one of the Specific Features of their Higher Nervous Activity.* C. r. (Doklady) Acad. Sci. U.R.S.S. *45:* 261–264.
Pumphrey, R. J. (1955): *Rapports entre la réception des sons et le comportement.* Colloque sur l'Acoustique des Orthoptères. Jouy-en-Josas. Ann. Epiphyties: 320–337.
Räber, H. (1948): *Analyse des Balzverhaltens eines domestizierten Truthahns (Meleagris).* Behaviour *1:* 237–266.
Rendel, J. M. (1945): *Genetics and Cytology of Drosophila subobscura,* II. *Normal and Selective Matings in Drosophila subobscura.*
Sauer, C. O. (1952): *Agricultural Origins and Dispersals.* Bowman Memorial Lectures 2. American Geographical Society.

Seitz, A. (1940–1942): *Die Paarbildung bei einigen Cichliden.* Z. Tierpsychol. *4:* 40–84; *5:* 74–101.
Sewertzoff, A. N. (1931): *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution.* Jena.
Spalding, D. A. (1873): *Instinct. With Original Observations on Young Animals.* Macmillan's Magazine *27:* 282–293. Reprinted in Brit. J. Anim. Behav. *2:* 1–11.
Spieth, H. T. (1950): *Mating Behavior and Sexual Isolation in the Drosophila virilis Species Group.* Behaviour *3:* 105–145.
Spurway, H. (1953): *Genetics of Specific and Subspecific Differences in European Newts.* Symp. Soc. exp. Biol. *7:* 200–237.
– (1955): *Taxonomic Genetics of European Triturus (Urodela).* Proc. 9th int. Genet. Congr. 1953 (Bellagio).
Thorpe, W. H. (1943–1944): *Types of Learning in Insects and other Arthropods.* Brit. J. Psychol. (General Section) *33:* 220–234; *34:* 20–31, 66–76.
– (1950): *The Concepts of Learning and their Relation to those of Instinct.* Symp. Soc. exp. Biol. *4:* 287–408. Cambridge.
– (1951): *The Learning Abilities of Birds.* Ibis *93:* 1–52, 252–296.
Tinbergen, N. (1948): *Social Releasers and the Experimental Method Required for their Study.* Wilson Bull. *60:* 6–52.
– (1953): *Social Behaviour in Animals.* London.
Wallace, B., and Dobzhansky, Th. (1946): *Experiments on Sexual Isolation in Drosophila,* VIII. *Influence of Light on the Mating Behaviour of Drosophila subobscura, Drosophila persimilis, and Drosophila pseudo-obscura.* Proc. nat. Acad. Sci. Washington *33:* 226–234.

Das Brutverhalten der Prachtfinken, Spermestidae, als Ausdruck ihres selbständigen Familiencharakters

HANS STEINER

Zoologisches Institut der Universität, Zürich

Die Pracht- oder Webefinken werden, seitdem CABANIS die Webervögel 1847 auf Grund des konstanten Vorkommens einer zehnten kurzen Handschwinge von den Fringilliden abtrennte, ganz allgemein als eine Unterfamilie, Spermestinae sive Estrildinae, der Ploceidae bezeichnet (siehe BANNERMANN, BOUBIER, CHAPIN, MAYR und AMADON, REICHENOW, SHARPE, SHELLEY, SUSHKIN u.a.m.). Sie weisen jedoch diesen gegenüber in sehr vielen wesentlichen Merkmalen, namentlich im Brutverhalten, so bedeutsame Unterschiede auf, dass ihre Vereinigung in ein und dieselbe Familie der Webervögel nicht gerechtfertigt zu sein scheint. Frühzeitig ist denn auch schon darauf verwiesen worden, dass die Spermestinen keine «gewobenen», an den Enden von Zweigen aufgehängte Beutelnester erstellen, sondern lediglich aus Halmen aufgeschichtete kugelige Nester mit seitlichem Schlupfloch im dichten Gebüsch bauen, wobei selbst Höhlen manchmal benutzt werden (zum Beispiel *Amadina*, *Euodice*, *Munia*, *Erythrura*, *Poephila*). Am Nestbau und später am Brutgeschäft beteiligen sich im Gegensatz zu den Webern beide Geschlechter. Sehr oft übernachten diese, auch mit den schon flüggen Jungen, gemeinsam im Neste. Nach Beobachtungen in der Gefangenhaltung ist die Paarbildung eine über viele Jahre, wohl für das ganze Leben dauernde Bindung, ganz im Gegensatz zu dem bei Weber- und Vidahvögeln weitverbreiteten polygamen Verhalten. Entsprechend sind bei den Prachtfinken die interindividuellen Beziehungen viel differenziertere als bei den Webervögeln. Nie wird man bei diesen das enge Zusammensitzen mit gegenseitigem Kraulen im Gefieder beobachten können, das für die Prachtfinken so typisch ist, ebensowenig die recht ausdrucksvollen verschiedenartigen Lockrufe (zum Futter, zum Nest, zur gegenseitigen Fühlungnahme) zu Gehör bekommen. Die Schwanzbewegungen als Stimmungsbarometer erfolgen bei den Prachtfinken durch ein sehr bezeichnendes seitliches Hin- und Herschwenken, nicht wie bei Finken- und Webervögeln durch Schwanzwippen.

Am auffälligsten ist wohl bei den Prachtfinken das Balzgebaren, dem bei allen Arten ein einheitliches Muster des Ablaufs zugrunde liegt, so dass es selbst in sehr abweichenden Fällen (zum Beispiel bei *Ortygospiza*, *Munia*, *Erythrura*, *Poephila*) wiedererkannt werden kann. Im typischen Falle führt das Männchen in steifer Haltung mit aufgerichtetem Körper, Hals und Kopfe einen zeremoniellen Werbetanz vor dem Weibchen auf, wobei es entweder auf einem Zweige oder am Boden in schneller, rhythmischer Folge an Ort auf- und abhüpft, eine Feder oder einen Halm als Nistsymbol im Schnabel hin und herschwenkend (vgl. Abb. 1 von *Estrilda astrild*). Hierbei lässt es in stereotyper Wieder-

holung eine kleine Gesangsstrophe erschallen, welche oft an eine Leierkastenmelodie erinnert. Das Weibchen gibt durch ein eigentümliches Vibrieren des Schwanzes in geduckter Stellung seine Paarungsbereitschaft zu erkennen. Erfolgt jedoch keine Paarung, so schliesst sich sehr oft an die Werbungszeremonie eine stürmische Verfolgung des Weibchens durch das Männchen an. Das eben geschilderte Balzverhalten der Prachtfinken



Abbildung 1. Balz des Wellenastrilds, *Estrilda astrild* (L.).

weicht vollständig ab von dem mit ständigem Gezeter, unter aufgeregtem Flügelrütteln und demonstrativen Schauflügen vollführten Werbespiel der Ploceiden, das teilweise auch bei den Sperlingen zu beobachten ist und entfernt selbst an das Verhalten der Stare erinnert.

Weitere Charakteristika des Brutverlaufs der Spermestiden sind: durchschnittliche Gelege von 5 reinweissen Eiern (bei den Ploceiden meist nur Gelege von 3 bis 4 farbigen Eiern). Bebrütung durch beide Gatten vom ersten Ei an, weshalb die Jungen, die nacheinander schlüpfen, unterschiedliche Grösse aufweisen und auch mit eintägigen Ab-

ständen ausfliegen (bei Webervögeln brütet nur das Weibchen, gleichzeitiges Ausfliegen der Jungen). Übereinstimmend mit den Webervögeln, jedoch auch mit anderen in geschlossenen Nestern oder Bruthöhlen nistenden Singvögeln, dauert die Brutzeit sehr lange (11–13 Tage bis zum Schlüpfen, 18–21 Tage bis zum Ausfliegen der Jungen). Besonders merkwürdig sind jedoch die eigenartigen Rachenzeichnungen und farbigen Reflexionspapillen an den Schnabelwinkeln der Nestjungen der Spermestiden. Letztere sind schon frühzeitig bei der Aufzucht von Prachtfinken in der Gefangenschaft, zu welcher sie sich in hervorragender Weise eignen, aufgefallen (Russ, 1879). Die Rachenzeichnung scheint erst 1898 von Butler entdeckt worden zu sein. Sie ist seitdem bei vielen Prachtfinkenarten festgestellt und untersucht worden (siehe Chun, Sarasin, Swinnerton) und bildet in der Tat eines der charakteristischsten Kennzeichen der Spermestidae, wenn auch bei verschiedenen anderen Singvogelgruppen (Alaudiden, Prunelliden, Sylviiden, Priniiden) Rachenzeichnungen in einfacherer Ausbildung auftreten. Bei den Prachtfinken erreicht dieses juvenile Merkmal seine höchste Entwicklung und lässt verschiedene Typen erkennen, zum Beispiel den Domino- und den Hufeisentypus, die wiederum in mehrere, für die systematische Feststellung der Verwandtschaftsbeziehungen in hervorragendem Masse sich eignende Untertypen zerfallen. Für die Beurteilung der Ableitung der Gesamtheit der Spermestidae dürfte die Tatsache von Bedeutung sein, dass die einfachste Ausbildung der Rachenzeichnung, wie sie sich bei den erwähnten Singvogelgruppen vorfindet, lediglich in einer Markierung der Zunge durch je einen schwarzen Flecken beidseitig der Zungenbasis besteht, zu welchen noch häufig ein Fleck auf der Zungenspitze hinzukommt, und dass diese charakteristische Zungenzeichnung auch bei den Prachtfinken sich vorfindet, bei welchen die beiden Basisflecken meistens zu einem Querbande über die Zunge verschmelzen. Somit scheint diese Zungenzeichnung das älteste Element der Rachenzeichnung der Singvogelnestlinge zu sein. Die Prachtfinken entwickelten als neue Differenzierung die Fleckung des Gaumens und die reflektierenden Schnabelwinkelpapillen hinzu. Auf diese Verhältnisse soll andernorts näher eingetreten werden. Ganz offensichtlich ist dagegen der Zusammenhang, der zwischen diesen hochspezialisierten Nestlingsorganen und den besonderen Bedingungen, unter welchen die Jungen der Spermestiden aufgezogen werden, besteht. Zwei Momente sind es, welche vor allem zur Auswirkung gelangen und wiederum einen bedeutsamen Unterschied gegenüber den Ploceiden erkennen lassen: einmal die Aufzucht in einer dunklen Nesthöhle, während das von einer geflochtenen Wandung umgebene Innere des Beutelnestes der Weber hell ist, und zum andern die Besonderheit der Fütterung der Jungen aus dem Kropfe bei den Prachtfinken, während die Weber diese aus dem Schnabel füttern. Bei der Kropffütterung ist eine optische Markierung der Schnabelöffnung im Dunkel des Nestinnern notwendig geworden, damit der Altvogel diese finden und durch Berühren der Mundwinkelpapillen das Sperren veranlassen kann. Dabei wird die Rachenzeichnung als Wegweiser zum Schlunde und Auslöser der zur Kropffütterung notwendigen Reflexe beim Altvogel (Würgbewegungen, Einführen des Schnabels) sichtbar. Eigenartige hin- und herdrehende Kopfbewegungen des Nestlings erhöhen die Wirkung des Rachenmusters. Das Benehmen der Nestjungen der Prachtfinken ist damit ausserordentlich verschieden vom gewöhnlichen Sperren junger Singvögel.

Abweichend vom Verhalten anderer flügger Singvogeljungen rütteln junge Prachtfinken beim Futterbetteln auch nicht mit den Flügeln. In geduckter Stellung zeigen sie vielmehr unter lautem Geschrei in einiger Entfernung vom Altvogel mit schwankenden Drehbewegungen des Kopfes diesem ihr Rachenleitmal, auf welches dieser bei gefülltem Kropfe mit entsprechenden Würgbewegungen und anschliessend mit der Fütterung der Jungen reagiert. Eine Fütterung der Gatten eines Paares aus dem Kropfe unter sich, wie es zum Beispiel bei den Carduelinen unter den Finkenvögeln zu beobachten ist, findet bei den Prachtfinken nicht statt. Ganz merkwürdig ist endlich noch der Umstand, dass die Prachtfinken als grosse Ausnahme unter den Oscines eine Nesthygiene durch Entfernen der Exkremente vollkommen vermissen lassen, ein Verhalten, das an primitive Rackenvögel erinnert.

Bei der grossen Uniformität aller anatomischen Merkmale der oscininen Passeres ist es sehr schwer, zwischen den verschiedenen Familien morphologische Unterschiede festzustellen, zumal sehr viele der taxonomisch brauchbaren, schon äusserlich feststellbaren Merkmale, wie etwa die zehnte Handschwinge, als rudimentäre Gebilde ein sehr variables Verhalten aufweisen oder, wie zum Beispiel die Schnabelform, typische Anpassungen an eine bestimmte Lebensweise mit mehrfacher konvergenter Entstehungsmöglichkeit darstellen. Dennoch kommt vielleicht einigen Unterschieden in der Pterylose der beiden hier betrachteten Familien eine grössere Bedeutung zu, zum Beispiel dem Umstande, dass allen Spermestiden eine oft sehr ausgeprägte gestufte Schwanzform zukommt, während die Ploceiden sperlingsartig ausgekerbte oder gerade gestutzte Schwänze besitzen. Bei allen Prachtfinken fehlt auf der Flügelunterseite die *tectrix major inferior* der ersten Handschwinge, welche bei den Webervögeln wie auch bei allen übrigen Singvögeln stets vorhanden ist (siehe Steiner, 1917). Eine viel grössere Bedeutung kommt jedoch dem Zeichnungsmuster des Gefieders der Prachtfinken zu, das nicht nur vollständig von jenem der Webervögel, sondern auch der Mehrzahl der Singvögel abweicht. Während diese und die Ploceiden das bekannte sperlingsartige Längsstreifenmuster aufweisen, soweit nicht Einfärbigkeit oder ein buntes Gefieder entwickelt wurde, besitzen die Prachtfinken ein ausgeprägtes Querstreifenmuster ihres Gefieders (vgl. Abb. 1). Interessanterweise führte dieser Typus der Federnzeichnung – analog zu dem, was bei anderen wellenstreifigen Formen innerhalb verschiedenartiger Vogelgruppen, zum Beispiel Hühnervögeln, Rallen, Tauben, Eulen, Spechten u. a. m., zu beobachten ist – auch bei den Spermestiden zur Entstehung auffälliger Flecken- oder Punktmuster (Ein-, Zwei- und Mehrpunkttypen) auf bestimmten Körperpartien, so namentlich auf der Brust und den Flanken, aber auch auf den Flügeldecken. Bei den Ploceiden finden sich nirgends solche Punkt- oder Querstreifenmuster vor.

Bei der systematischen Beurteilung der beiden Familien der Weber und Prachtfinken muss endlich der Tatsache ihrer ganz verschiedenen geographischen Verbreitung und Differenzierung das grösste Gewicht beigelegt werden. Die Ploceidae haben mit weit über hundert Spezies das Zentrum ihrer Artenbildung in der äthiopischen Region, von wo aus sie sich östlich nur bis zur indo-australischen Grenze (Java) verbreitet haben. Die in der orientalischen Region befindlichen und nur sechs Arten umfassenden Weber (*Ploceus*, *Ploceella*) weisen die nächsten Beziehungen zu den zwei Artengruppen der madagassischen Unterregion (*Foudia*, *Nelicurvius*) auf. Sie stellen mit diesen zusammen

einen älteren Formenkreis der Webervögel dar, welcher Madagaskar und die Maskarenen vor der Abtrennung vom afrikanischen Kontinent besiedelte, ostwärts jedoch nicht mehr nach Australien gelangte. Umgekehrt besitzen die Spermestidae eine Verbreitung, welche von Australien (einschliesslich Tasmanien, Neuguinea und die papuasische Inselwelt, Neukaledonien, Samoa) über Indien bis nach Afrika hinüberreicht. Zur Zeit der Besiedlung Madagaskars durch die typischen Webervögel gelangte erst eine einzige, noch wenig spezialisierte Form der Prachtfinken nach dieser Insel, auf welcher sie sich als eine Art Reliktform (*Spermestes nana*) erhalten hat. Deutlich geht aus diesen Verhältnissen hervor, dass die beiden Formenkreise der Webervögel und der Prachtfinken zwei verschiedene und sogar gegensätzliche Ausbreitungsrichtungen eingeschlagen haben und ihre Entwicklungszentren ursprünglich weit voneinander getrennt gewesen sind. Dasjenige der Spermestiden lag möglicherweise in Australien, doch kann auch der indomalayische Raum in Betracht kommen, von welchem aus sie sowohl nach Australien wie auch nach Afrika gelangen konnten. Auf jeden Fall scheint die australische Region mit 15 endemischen Gattungen im Verhältnis zur Artenzahl, nämlich 48, die sehr viel älteren Formen zu enthalten als die äthiopische Region mit 17 endemischen Gattungen und 76 Spezies. Die Zahl der endemischen Gattungen in der orientalischen Region beträgt nur zwei bei total 7 Gattungen. Drei derselben sind auch in der anschliessenden australischen Region verbreitet (*Munia*, *Uroloncha*, *Erythrura*), während zwei andere (*Euodice*, *Sporaeginthus*) auch über die äthiopische Region reichen. Beziehungen zwischen den afrikanischen und australischen Formen sind nur über die orientalischen Arten nachzuweisen (*Spermestes* zu *Uroloncha*, *Euodice* zu *Aidemosyne*).

Die Gesamtheit der hier aufgezeichneten Unterschiede zwischen Webervögeln und Prachtfinken rechtfertigt es, in ihnen zwei selbständige und unabhängig voneinander entwickelte Vogelfamilien zu erblicken. Mit je weit über hundert Spezies zeigen sie heute eine ungefähr gleich grosse Artenaufspaltung, die jedoch nicht gleichwertig ist, da offensichtlich die Spermestiden eine viel ältere Formengruppe darstellen. Es geht dies nicht nur aus ihrer Verbreitungsgeschichte hervor, sondern auch aus ihrer mannigfaltigeren Aufspaltung in spezialisierte Anpassungsformen, wie zum Beispiel *Spermophaga* und *Pyrenestes* (Samenknacker), *Erythrura* (Urwaldform), *Euodice* (Steppenform), *Ortygospiza* (Bodenform), *Zonaeginthus* (Buschform), *Nigrita* und *Parmoptila* (Insektenfresser). Über die Beziehungen der Spermestidae zu anderen Familien lässt sich zur Zeit nichts Bestimmtes aussagen. Vielleicht ist der Erscheinung, dass die eigenartige Querstreifenzeichnung des Gefieders bei verschiedenen aberranten Formen der Singvögel (zum Beispiel Troglodytinae, *Procnias*, *Herpystera*, *Calamonastes*, *Cutia*, *Timalia* u.a.m.) ähnlich wie bei den Prachtfinken mit andern primitiven Merkmalen (gestufte Schwänze, geschlossene Nester, zum Teil auch weisse Eier) kombiniert auftritt, eine tiefere Bedeutung beizumessen, derart, dass die Evolution der Spermestidae nicht parallel zu jener der Weber- und Finkenvögel, sondern eher anknüpfend an primitive insektenfressende Sperlingsvögel erfolgte, wie dies MAYR und AMADON, 1951, bereits angedeutet haben. (Die Beurteilung der Passerinae und Viduinae innerhalb der Ploceidae konnte hier nicht diskutiert werden.)

LITERATUR

Bannerman, D. A. (1949): *The Birds of Tropical West Africa*, vol. VII: *Ploceidae*. London.

Boubier, M. (1930): *Le monde des Oiseaux. Systématique scientifique des Ordres et des Familles.* Arch. Hist. nat. Soc. nation. d'Accl. France.

Butler, A. G. (1898): *On the Ornamentation of the Mouth in the Young Gouldian Finch.* Avicult. Mag. *5*.

Cabanis, J. (1847): *Ornithologische Notizen.* Arch. Naturgesch. *13*.

Chapin, J. P. (1917): *The Classification of the Weaver-Birds.* Bull. Amer. Mus. nat. Hist. *37*, Art. 9.

Chun, C. (1904): *Über die sogenannten Leuchtorgane australischer Prachtfinken.* Zool. Anz. 27.

Mayr, E., und Amadon, D. (1951): *A Classification of Recent Birds.* Amer. Mus. Novitates, Nr. 1496.

Reichenow, A. (1913): *Die Vögel. Handbuch der systematischen Ornithologie.* Stuttgart.

Russ, K. (1879): *Die fremdländischen Stubenvögel*, Bd. I: *Die körnerfressenden Vögel.* Hannover.

Sarasin, F. (1913): *Die Vögel Neu-Caledoniens und der Loyalty-Inseln. Nova Caledonia, Zoologie.* Bd. I. Wiesbaden.

Sclater, W. L. (1930): *Systema avium aethiopicarum. A Systematic List of the Birds of the Ethiopian Region.* Brit. Orn. Union, London.

Sharpe, B. R. (1890): *Catalogue of the Birds in the British Museum*, vol. XIII: *Ploceidae*. London.

Shelley, G. E. (1886–1887): *A Review of the Species of the Family Ploceidae of the Ethiopian Region*, Part I: *Viduinae*. Ibis (5) *4*, Nr. 35; Part II: *Ploceinae*. Ibis (5) *5*, Nr. 17.

Steiner, H. (1917): *Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels.* Jena. Z. *55*.

Sushkin, P. P. (1927): *On the Anatomy and Classification of the Weaver-Birds.* Bull. Amer. Mus. nat. Hist. *57*, Art. 1.

Swynnerton, C. F. M. (1916): *On the Colouration of the Mouths and Eggs of Birds*, vol. I: *The Mouths of Birds*. Ibis (10) *4*, Nr. 12.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen einiger Watvogelgruppen im Lichte der vergleichenden Parasitologie

Günter Timmermann

Hamburg

Die wissenschaftliche Ornithologie ist heute in dem Punkte ihrer geschichtlichen Entwicklung angelangt, dass sie in steigendem Masse auch nach anscheinend entfernter liegenden Auskunftsmitteln Umschau halten muss, die der Begründung eines natürlichen Vogelsystems dienen können. Unter diesen gewinnt die vergleichende Parasitologie eine von Jahr zu Jahr zunehmende Bedeutung, ohne doch bisher im einzelnen wie im ganzen über mehr als ihre ersten Anfänge hinausgelangt zu sein. Bekanntlich hat die enge körperliche Bindung des Schmarotzers an seinen Wirt bei zahlreichen Parasiten, so bei den Mallophagen oder Federläusen, von denen hier allein die Rede sein soll, im Verlaufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung beider zwangsläufig zu weitgehenden Parallelbildungen geführt, die den Schmarotzer das Stammbaummodell seines Wirtes gleichsam nachformen lassen. Da ferner das Tempo des phylogenetischen Prozesses beim Schmarotzer gegen das seines Wirtes meist in eigentümlicher Weise verzögert erscheint, ist uns mit den Mallophagen ein Mittel an die Hand gegeben, das uns die ursprünglichen Verwandtschaftsverhältnisse der Vögel vielfach auch in solchen Fällen noch erkennen lässt, in denen eine stürmische divergente Entwicklung oder auch Konvergenzen, die in die Nachbarschaft ganz anderer Gruppen führen, die Affinitäten der Wirte nicht mehr klar hervortreten lassen.

Zur Illustration des Gesagten darf ich zunächst auf die bei Wasserläufern der Gattung *Tringa* in weiterem Sinne schmarotzenden *Quadraceps*-Arten hinweisen, die sich insbesondere nach der Ausbildung ihrer männlichen Genitalorgane einer Reihe verschiedener Formengruppen zuordnen lassen. Bekanntlich sind die männlichen Kopulationsorgane der Insekten durchweg sehr kompliziert gebaut und bilden daher in zahlreichen Fällen hervorragende Indikatoren für spezifische und subspezifische Unterschiede. Zudem steht der Geschlechtsapparat zu den jeweiligen Milieubedingungen nur in einer sehr lockeren Beziehung, so dass sich adaptive Charaktere, die die phylogenetische Grundform oftmals bis zur Unkenntlichkeit verändern und überdecken, in seinem Bereiche selten oder gar nicht auszubilden pflegen.

Wenn wir nun zunächst die bei *Tringa hypoleucos* lebende *Quadraceps*-Art betrachten, so finden wir, dass eben diese Art auch bei einem zweiten Wirt, nämlich bei *Tringa macularia*, schmarotzt, der danach mit *hypoleucos* stammesgeschichtlich aus der gleichen Wurzel hervorgegangen sein dürfte. Beide Arten werden denn auch von den Ornithologen als nahe miteinander verwandt betrachtet und zuweilen als *Actitis* generisch gesondert. Entsprechend liegen die Verhältnisse bei *ochropus* und *solitaria*, die zwar nicht von gleichen, aber

sehr ähnlichen *Quadraceps*-Arten parasitiert werden und ihre enge Zusammengehörigkeit unter anderem dadurch zu erkennen geben, dass sie die beiden einzigen Wasserläufer sind, die zur Ablage und Bebrütung ihres Geleges regelmässig verlassene Nester fremder Vogelarten benutzen. Sie sind ornithologisch in der Gattung *Tringa* s. str. zusammengefasst worden.

Die dritte Artengruppe bildet die nordamerikanische *melanoleuca* mit unserem Grünschenkel *nebularia*, eine Klassifizierung, für die sich neben HARTERT besonders MATHEWS ausgesprochen hat und die insofern bedeutsam ist, als sie die von ihren Urhebern mit Leidenschaft verteidigten Genera *Glottis* sensu LOWE und *Neoglottis* als künstliche Gebilde erkennen lässt. In Übereinstimmung damit zeigt sich weiter, dass die Affinitäten der *melanoleuca* so ähnlichen *flavipes* nicht bei der vorgenannten liegen, sondern dass *flavipes* nach Massgabe des parasitologischen Befundes mit *stagnatilis* und *glareola* verbunden werden muss, wenn schon diese Beziehungen nicht so intim wie in der Mehrzahl der vorbesprochenen Fälle sein dürften, da *flavipes* einerseits und *stagnatilis* und *glareola* andererseits nicht von völlig identischen *Quadraceps*-Formen, sondern von Unterarten der gleichen Art parasitiert werden. Ornithologisch hat sich, soweit ich sehe, vor allem MATHEWS in seinen « Birds of Australia » für eine engere Zusammengehörigkeit der drei in Rede stehenden Wasserläufer entschieden. *Tringa totanus* und *Tringa erythropus* sind schliesslich offenbar weithin isolierte Formen, die keine näheren Verwandten besitzen.

Ganz augenscheinlich handelt es sich bei den Wasserläufern, nicht zuletzt nach den übereinstimmenden Ergebnissen der parasitologischen Forschung in anderen Mallophagengenera, um eine äusserlich ziemlich uniforme, in Wahrheit aber wenig einheitliche Vogelgruppe, bei der die Affinitäten der einzelnen Arten nur mit Mühe unter dem trügerischen Deckmantel der Konvergenzen zu erkennen sind. Zu der Frage, ob der parasitologische Befund die internen Verwandtschaftsverhältnisse der Wasserläufer zutreffend wiedergibt, möchten in Zukunft besonders von seiten der vergleichenden Verhaltensforschung noch aufschlussreiche Beiträge zu erwarten sein.

Ein weiteres Beispiel aus meiner Arbeit des letzten Jahres betrifft die systematische Gliederung der Brachvögel, die ja seitens der Ornithologen ebenfalls eine recht unterschiedliche Beurteilung erfahren hat. Und zwar geht es dabei im wesentlichen um die Frage, ob alle Brachvögel in ein Genus gestellt werden sollen oder ob neben *Numenius* noch andere Genera zu erkennen sind. Über diesen Punkt wollen wir die Mallophagen-Gattung *Lunaceps* konsultieren, die *Quadraceps* bei den Brachvögeln und einigen verwandten Gruppen vertritt, in Gegensatz zu diesem aber durch eine ganz ungewöhnlich geringe Plastizität ausgezeichnet ist. Die männlichen Genitalien der *Lunaceps*-Arten aller acht Brachvögel zeigen in der Tat, abgesehen von unwesentlichen Einzelheiten in der Ausbildung des Mesosomas, eine überraschende Einförmigkeit in der Linienführung. Das geübte Auge wird jedoch schnell erkennen, dass diese Uniformität nur eine scheinbare ist und dass sich die acht Kopulationsorgane zwanglos zwei verschiedenen Gruppen zuordnen lassen: einer Gruppe, die durch gleichmässig gekrümmte, säbelförmige Parameren und langovalen Umriss des parameralen Komplexes gekennzeichnet ist, und einer zweiten Gruppe, bei der die Parameren im letzten Drittel deutlich geknickt sind. Diese Unterschiede möchten, für sich genommen, vielleicht nicht bedeutsam genug erscheinen, um weiterreichende Schlüsse daraus abzuleiten, im Rahmen der Gattung *Lunaceps* sind

sie aber so auffallend, dass man ihnen eine tiefergreifende phylogenetische Bedeutung beimessen muss.

Unter Zugrundelegung der parasitologischen Verhältnisse würden wir danach zu einer Zweiteilung der Brachvögel kommen, und zwar würde die erste, grössere Abteilung das eigentliche Genus *Numenius* mit den Arten *arquata*, *americanus*, *madagascariensis*, *phaeopus* und *tahitiensis* umfassen, denen die drei kurzschnäbeligen Arten *minutus*, *borealis* und *tenuirostris* als *Mesoscolopax* gegenüberstünden. Dabei wird es selbstverständlich weiterhin

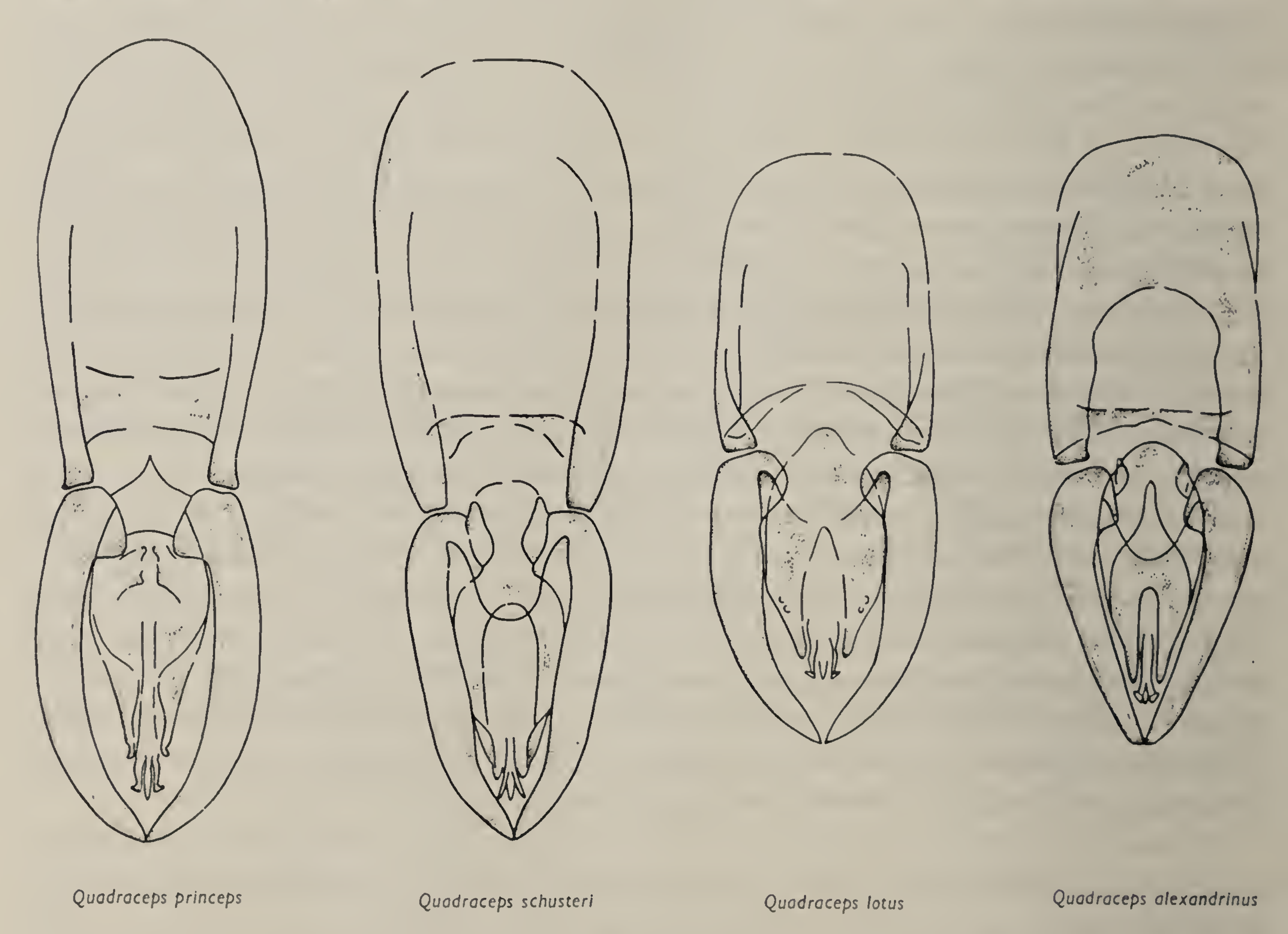


Abbildung 1. Männliche Genitalien von vier bei afrikanischen Rennvögeln (Cursoriinae) schmarotzenden *Quadraceps*-Arten.

eine Frage des persönlichen Ermessens bleiben, ob und inwieweit man diese Einsichten in die inneren Strukturverhältnisse der Numenien auch nomenklatorisch ausdrücken will; sich hierin zu entscheiden ist jedoch am wenigsten Sache der vergleichenden Parasitologie, der es ausschliesslich darum geht, neue Beziehungen aufzuzeigen und in Fällen angeblich bestehender Relationen darüber zu befinden, ob diesen nach Massgabe der parasitologischen Fakta Realität zukommt oder nicht.

Der parasitologische Befund ist jedoch nicht nur geeignet, über die nähere oder fernere Verwandtschaft zweier oder mehrerer Wirtsgruppen zu entscheiden, er kann auch in vielen Fällen dort mit Nutzen herangezogen werden, wo es darum geht, den stammesgeschichtlichen Entwicklungsgang einer Vogelabteilung zu rekonstruieren. In unserer

Abbildung 1 sehen wir die männlichen Genitalien von vier verschiedenen *Quadraceps*-Arten, die bei Brachschwalben, genauer gesagt bei Rennvögeln, schmarotzen. Die absolute Grösse des Apparates ist ziemlich variabel und infolgedessen für unsere Betrachtung nicht sonderlich von Belang. Bemerkenswert ist aber, dass das Organ in der hier vorgestellten Reihe, das heisst mit *princeps* beginnend und mit *alexandrinus* endigend, zunehmend gedrungener wird; in Sonderheit lässt sich eine absolute und relative Verkürzung der Basalplatte beobachten, was, allgemein gesprochen, auf ein fortgeschrittenes phylogenetisches Stadium hinweist. Darüber hinaus zeigt der Umriss des parameralen Komplexes, bei *schusteri* kräftig angedeutet, bei *alexandrinus* extrem entwickelt, eine unver-

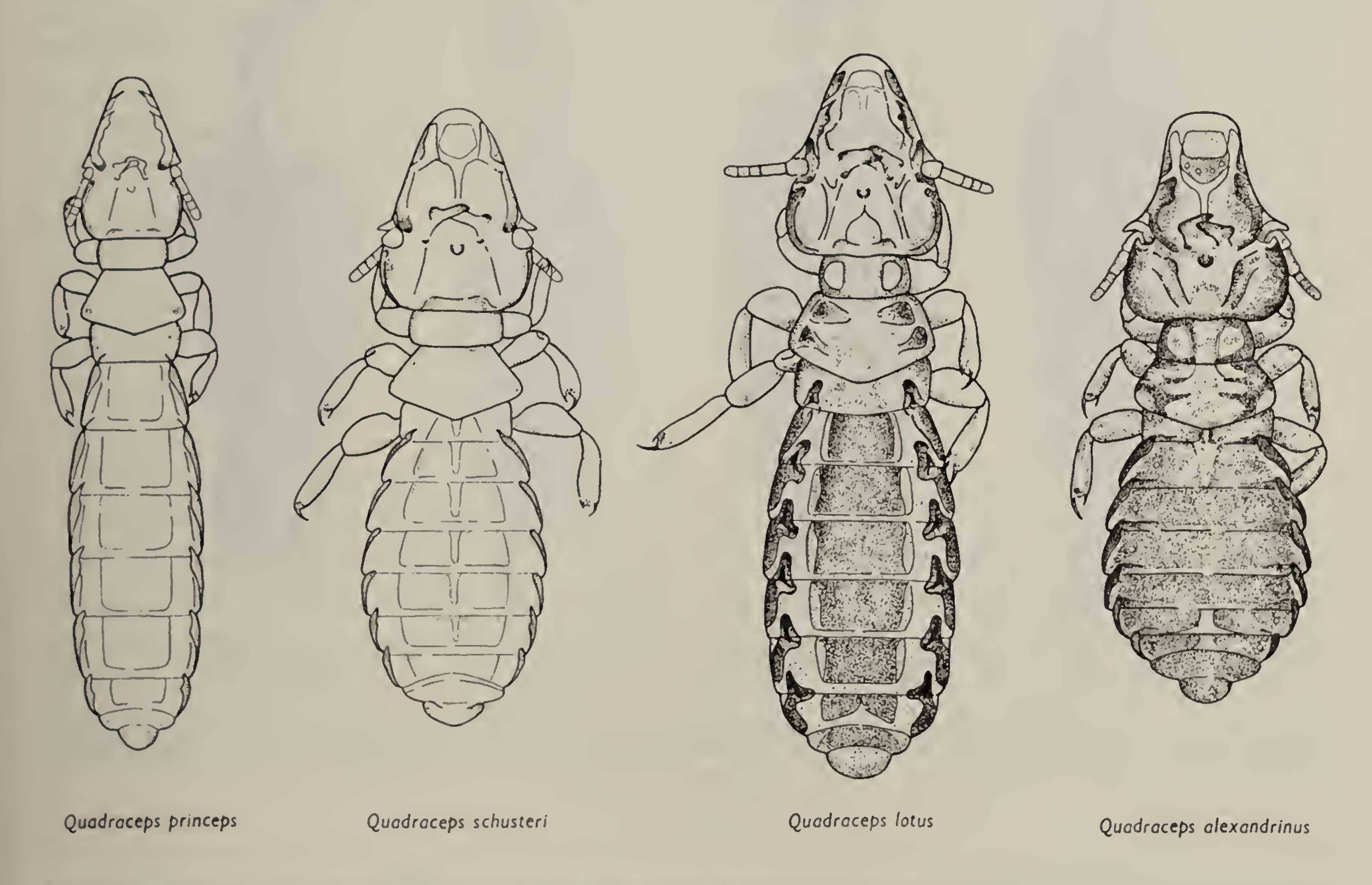


Abbildung 2. Habitusbilder der Weibchen der vier bei Rennvögeln schmarotzenden *Quadraceps*-Arten (ohne Beborstung).

kennbare Tendenz, aus der generalisierten Form des Längsovals in die spezialisierte Kreiselform überzugehen. Wir hätten danach die vier Arten dieser Gruppe so zu ordnen, dass *princeps* als die offenbar ursprünglichste von ihnen den Anfang macht und *alexandrinus* als die am weitesten vorgeschrittene die Reihe beschliesst, während *schusteri* und *lotus*, jeweils in anderer Richtung, eine intermediäre Stellung einnehmen, das heisst zwischen den beiden Extremen vermitteln.

Werfen wir nun einen Blick auf die zu den vier vorgestellten Kopulationsorganen gehörigen Tiere (Abb. 2), so ergibt sich ein ganz entsprechendes Bild. Auch hier muss der schmale, schwach chitinisierte *Quadraceps princeps* den Anfang machen. In *schusteri* ist die Form bereits merklich vorangekommen, der Kopf ist breiter und das Abdomen

bauchiger geworden, während *lotus* einen fortgeschritteneren Entwicklungsstand darin erkennen lässt, dass er im Gegensatz zu den beiden vorhergehenden Arten ein lebhaftes, prächtig gefärbtes Dekorationsmuster erworben hat. *Alexandrinus* nähert sich schliesslich durch die starke Panzerung und die Konfiguration des Kopfes dem Typus nach bereits den hochspezialisierten Kopfläusen der Gattung *Saemundssonia* und darf daher wohl mit Recht an das Ende der stammesgeschichtlichen Reihe gestellt werden.

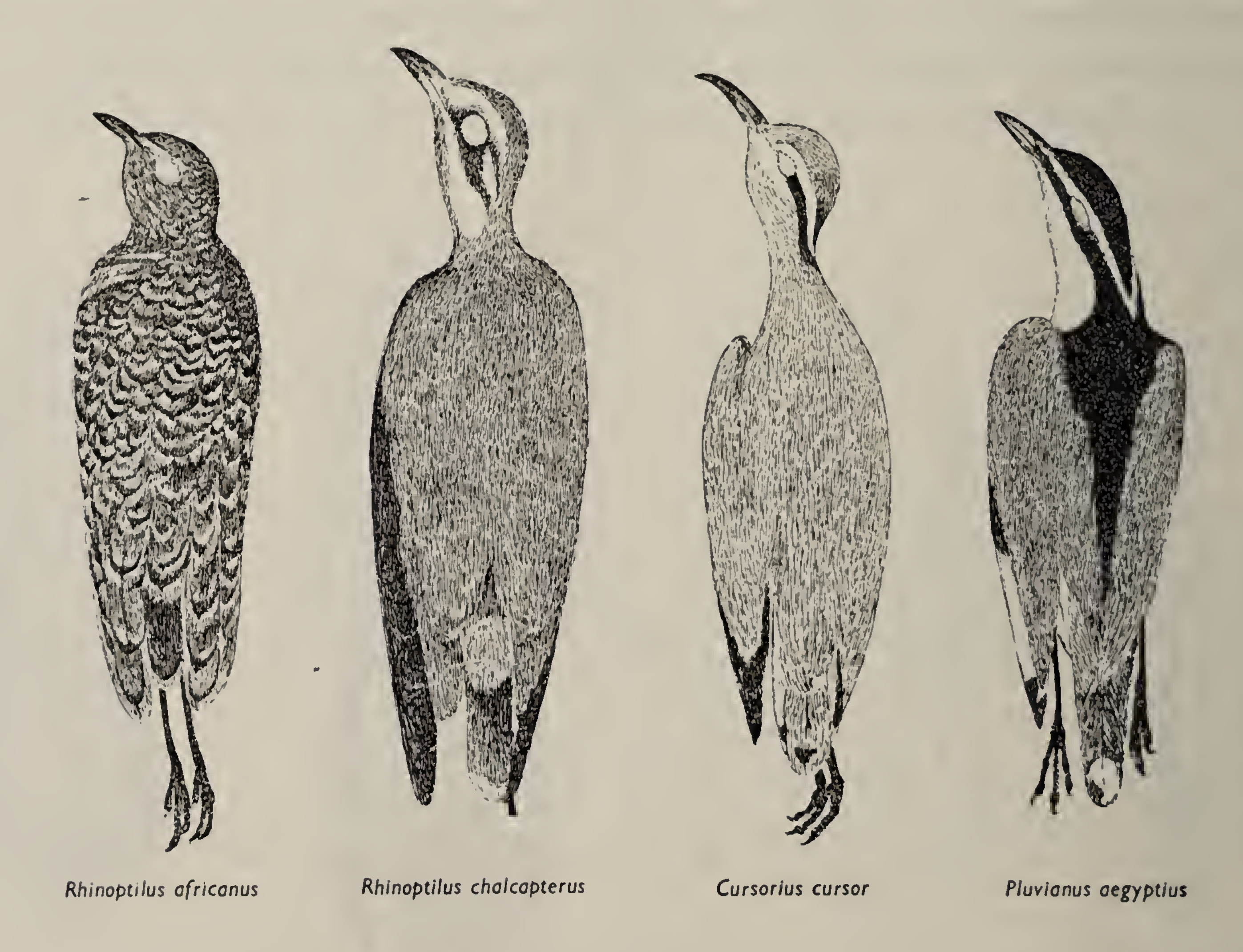


Abbildung 3. Vier afrikanische Rennvogelarten (als Wirte der in den Abbildungen 1 und 2 vorgestellten *Quadraceps*-Arten).

Fragen wir uns nun, ob und inwieweit die *Vögel* als die Wirte dieser Lausinsekten morphologische Charaktere entwickelt bzw. nicht entwickelt haben, die es möglich machen, für sie eine entsprechende phylogenetische Aufeinanderfolge wie für ihre *Quadraceps*-Arten anzunehmen. Betrachten wir zunächst *Rhinoptilus africanus* (Abb. 3), der als Wirt des *Quadraceps princeps* die unterste Stufe in unserer Entwicklungsreihe der Rennvögel einnehmen müsste, wenn es richtig ist, dass Vögel und Vogelläuse einander auch hinsichtlich der von ihnen erreichten Organisationshöhe, anders gesagt, des phylogenetischen Differenzierungsgrades, entsprechen. Das braune, lerchenartig gefleckte Gefieder der Oberseite und das Fehlen einer deutlich erkennbaren Kopfzeichnung machen es in der Tat wahrscheinlich, dass wir es bei *Rh. africanus*, verglichen mit den übrigen Arten des Brachschwalben-Geschlechtes, mit einer verhältnismässig recht ursprünglichen Form zu tun haben. Einen Schritt weiter ist die Entwicklung bei *chalcopterus* gegangen, der eine Reihe verwaschener Kopfbänder zeigt, die sich im Nacken freilich noch nicht geschlossen haben und sich im übrigen durch ein ungeflecktes, – ich bin versucht, zu sagen –

ausgefärbtes Rückengefieder ausgezeichnet. Bei *Cursorius* haben sich die scharf konturierten Bänder im Nacken vereinigt, und der hintere Zipfel der Kopfplatte beginnt eben schwarz zu werden, ein Vorgang, der sich, gleichsam in phantastischer Steigerung bei *Pluvianus* weiter verfolgen lässt, bei dem die Kopfplatte völlig schwarz ist und das Schwarz des Nackens sich auf die ganze mittlere Rückenpartie ausdehnt. Ausserdem ist das Federkleid dieses Vogels auf einen kontrastreichen, beinahe möwenartig wirkenden Dreiklang von Schwarz-Weiss und Grau abgestimmt, während bei den übrigen drei Arten bräunliche, gelbliche und rötliche Farbtöne vorherrschen. Nach all dem möchte ich es für in hohem Masse wahrscheinlich halten, dass die Evolution von Wirt und Schmarotzer in dem eben erläuterten Brachschwalben-Beispiel hinsichtlich des Entwicklungstempos bzw. der erreichten Entwicklungshöhe tatsächlich auf parallelen Bahnen erfolgt ist, so dass wir, selbstverständlich mit aller gebotenen Vorsicht, bei der Rekonstruktion phylogenetischer Reihen je nach Lage der Dinge, den Wirt für den Parasiten und den Parasiten für den Wirt setzen dürfen. Wenn ich von einer phylogenetischen Reihe gesprochen habe, meine ich natürlich keine echte Stammreihe, bei der die einzelnen Arten in einer Fluchtlinie stehen und eine direkt von der anderen abstammt; vielmehr bin ich der Ansicht, dass jede der in Rede stehenden Rennvogelarten für sich eine phylogenetische Altersstufe in der Stammesgeschichte ihres Geschlechtes repräsentiert, wobei *princeps* als die früheste und *alexandrinus* als die am spätesten erscheinende angesehen werden darf.

Damit muss ich meine Ausführungen schliessen, und es würde mich freuen, wenn sie Anlass geben sollten, den einen oder den anderen Fachgenossen zum Sammeln und möglicherweise auch zum Studium von Vogelparasiten anzuregen, und ganz allgemein helfen würden, insbesondere die führenden Männer unseres Faches davon zu überzeugen, dass die vergleichende Aviparasitologie völlig unausgeschöpfte Möglichkeiten in sich birgt und bei entsprechender Förderung und kritischem Einsatz zu einer wichtigen Teildisziplin unserer geliebten ornithologischen Wissenschaft werden könnte.

Evolution in the Toucan Genus *Ramphastos*

Josselyn Van Tyne
University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor

The existence of a bird genus such as *Ramphastos*, with many strikingly marked species scattered over a whole continent, invites our examination of the evolutionary phenomena involved.

All 14 species of *Ramphastos* are large, black-plumaged birds with a bright red crissum and with upper tail coverts and throat-and-breast patch white or brightly colored. They are the largest birds of the toucan family and show the most extreme development of the bill. The species differ conspicuously from one another in the size, shape, and color of the bill; in the color of throat and upper breast; in the extent of red that borders the lower edge of the throat-and-breast patch; in the color of the upper tail coverts; and in body-size. (They differ also in voice and in color of eye, orbital skin, and feet, but these characters are so inadequately recorded in the literature that we must leave them out of consideration here.)

When we investigate evolutionary trends within a group of birds, an examination of the most nearly related family may help to determine which characters are the more primitive ones. The barbets (Capitonidae) are, of course, the family most closely related to toucans, and they are very close indeed, actually overlapping in some of the characters (such as the presence or absence of an aftershaft) formerly thought to distinguish the two families (Miller, 1924: 327). The barbets and toucans overlap even in that striking character which distinguishes toucans from all other birds, except the quite unrelated Bucerotidae – the greatly enlarged bill (Figure 1)[1].

We are therefore probably justified in choosing tentatively, as the most primitive form of *Ramphastos*, the species with the smallest bill, namely *Ramphastos dicolorus*. In

TABLE I

Comparison of Characters of Barbets (Capitonidae) and Toucans (Ramphastidae)

Barbets	Toucans
Bill moderately massive	Bill moderately massive to enormous
Bill typically plain	Bill typically brightly colored and strongly patterned
Bristles about base of bill	No bristles about base of bill
Palate aegithognathous or desmognathous	Palate desmognathous
Body-size small to medium	Body-size medium to large
Rectrices: 12	Rectrices: 10

[1] For indispensable help on the illustrations for this paper, I am indebted to William L. Brudon, Philip S. Humphrey, and Peter Stettenheim.

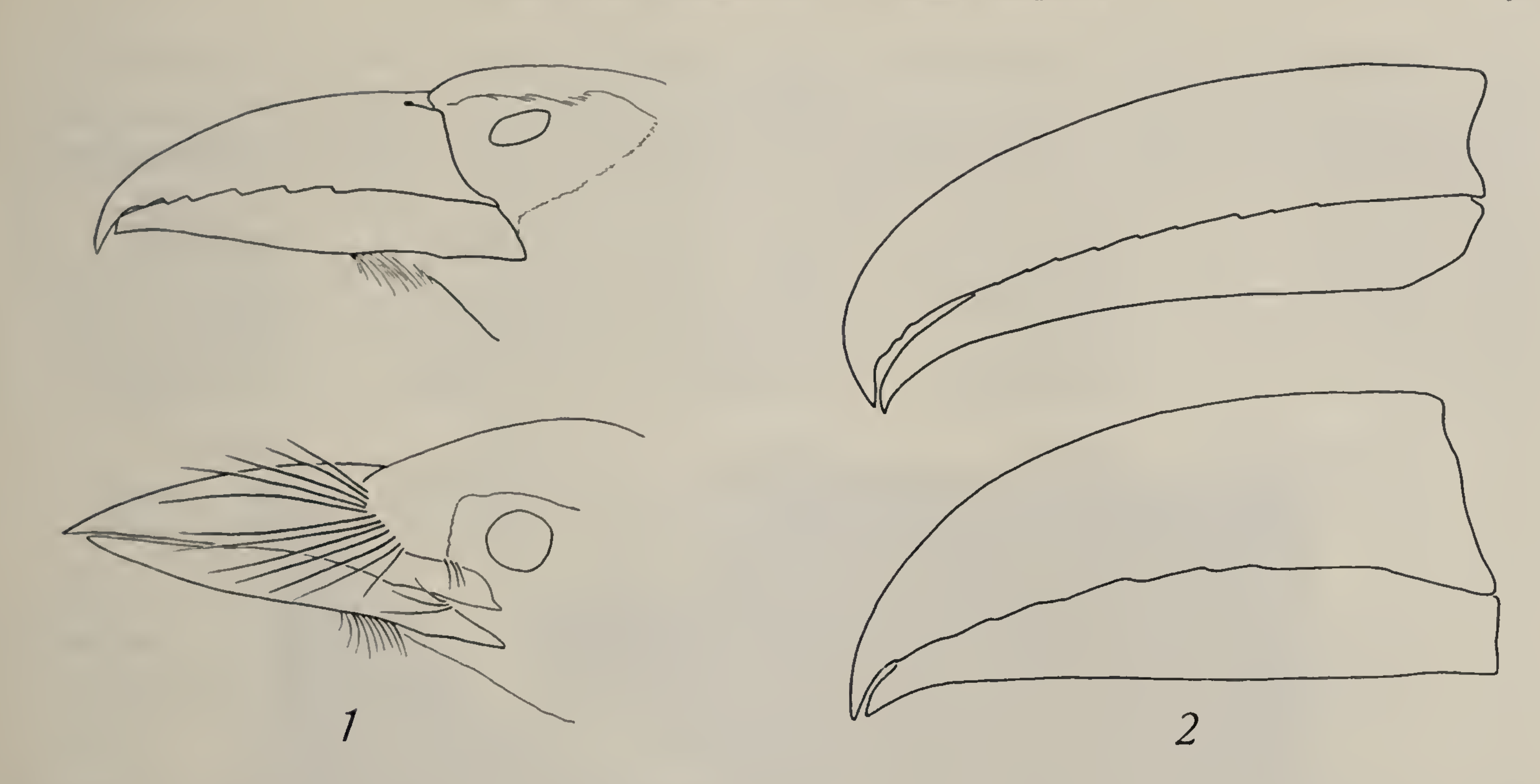


Figure 1.–The bills of the small toucan *Selenidera maculirostris* (above) and the large barbet *Megalaima chrysopogon,* drawn to the same scale.

Figure 2.–The bills of a male *Ramphastos toco* (above) and a female *R. dicolorus*–the latter magnified to the same length as the former.

the following discussion, the several variable characters of the genus will be considered in order, beginning with their expression as found in this species.

Bill.–As shown in Table 2, length of bill in males of *Ramphastos* ranges from a little over 100 mm in *dicolorus* to more than twice that figure. The largest-billed species is *R. toco*, with an average bill-length in males of 215 mm. (One male, from Pará, in the British Museum has a bill of 231 mm!)

Taking the species of *Ramphastos* successively in the order of size we find that the bill increases more rapidly than general body-size. Julian Huxley (1942: 536) has already called attention to this rule in the Bucerotidae. Among the species of *Ramphastos*, we note further that the bill increases more rapidly in length than in bulk (Figure 2).

In its almost plain bill *Ramphastos dicolorus* is again the most barbet-like of the genus. The other species have generally a more marked pattern, and some a very elaborate pattern of bright colors.

These bill colors, it should be noted, are certainly of much greater importance in the lives of toucans than most ornithologists have realized. Collectors have commonly failed to record the fugitive colors of the bill, and museum students of birds have come to think (or at least to hope) that these colors are of little importance and perhaps not very uniform anyway. Actually, many months in the field in Central America have convinced me that the colors of the bill are extremely uniform over wide geographical areas and that they are of prime importance in species recognition. For example, any ornithologist who has worked in Panama knows that the two common species of *Ramphastos* there (*R. sulfuratus* and *R. swainsonii*) are hardly separable visually except by the color pattern of the bill, but that they are recognizable at a great distance if the bill can be seen.

TABLE 2

Condensed Summary of Variable Characters Among a Few Species of *Ramphastos*

	dicolorus	*ariel*	*vitellinus*	*swainsonii*
Bill-size	very small: 105 mm (♂ average)	small: 123 mm (♂ average)	medium: 130 mm (♂ average)	large: 170 mm (♂ average)
Throat-and-breast patch	yellow, with large orange center	orange, with narrow lower margin of yellow	yellow, with large orange center	yellow, with narrow whitish lower margin
Red below the throat-and-breast patch	extremely broad red area: 90–110 mm	broad red area: 45–55 mm	broad red area: 35–55 mm	narrow red band: 15–20 mm
Upper tail coverts	red	red	red	white
	citreolaemus	*tucanus*	*toco*	
Bill-size	medium: 130 mm (♂ average)	large: 165 mm (♂ average)	extremely large: 215 mm (♂ average)	
Throat-and-breast patch	white, with pale yellow center	white, often with trace of yellow in lower part	white, rarely with trace of yellow in lower part	
Red below the throat-and-breast patch	very narrow red band: 5–8 mm	narrow red band: 15–20 mm	trace of red, or none	
Upper tail coverts	pale yellow	pale yellow to rich yellow	white	

Color of throat and upper breast.—As noted in Table 2, the colors of the throat-and-breast patch among these toucans range from a rich orange, through paler and paler yellow, to white. In this series *Ramphastos dicolorus* comes second and we begin with *R. ariel*, in which a rich orange covers the whole throat and upper breast except for a narrow margin of yellow; *dicolorus* has the orange area considerably restricted.

In the forms *tucanus*, *culminatus*, *cuvieri*, *inca*, and *toco*, the throat-and-breast patch is completely white, but even in these a vestige of pale yellow is found on the lower part of the throat-and-breast patch in some individuals.

The throat-and-breast patch of *Ramphastos sulfuratus brevicarinatus* is normally lemon-yellow, but, as I have already noted (1929: 10), there are several specimens in museums which have a much more orange throat. According to the "evolutionary sequence" suggested by this paper, these more orange-throated individuals would be examples of reversion to the ancestral condition.

Red lower border of the throat-and-breast patch.–In *Ramphastos dicolorus* the whole lower breast and upper belly for a distance of about 10 cm is bright red; *R. ariel* has the red area restricted to about 5 cm; and the other species in our series have progressively less and less red until we come to *R. toco*, which either entirely lacks the red or has but a slight trace along the lower edge of the throat-and-breast patch. In the Central American species *sulfuratus* the presence or absence of the red border of the throat-and-breast patch is a subspecific character, the form *brevicarinatus* having a well-marked



Figure 3.–The geographical range of the genus *Ramphastos*.

though narrow border, while the larger-billed subspecies, *R. s. sulfuratus*, to the northwest (Figure 6), has little or none.

Upper tail coverts.–The upper tail coverts in the species of *Ramphastos* range from bright red–*dicolorus*, *ariel*, and *vitellinus;* through yellow-and-orange (sometimes tipped with red)–*inca;* yellow-and-orange–*culminatus;* yellow–*cuvieri*, *tucanus*, and *aurantiirostris;* and pale yellow–*citreolaemus;* to white–*ambiguus*, *brevis*, *swainsonii*, and *toco*. Again we find the series proceeding from *dicolorus* and *ariel*, through the several intermediate species, to *R. toco*.



Figure 4.–The approximate range of *Ramphastos dicolorus*. (There are not sufficient dependable data on any species of toucan to permit a detailed and accurate mapping of the range.)

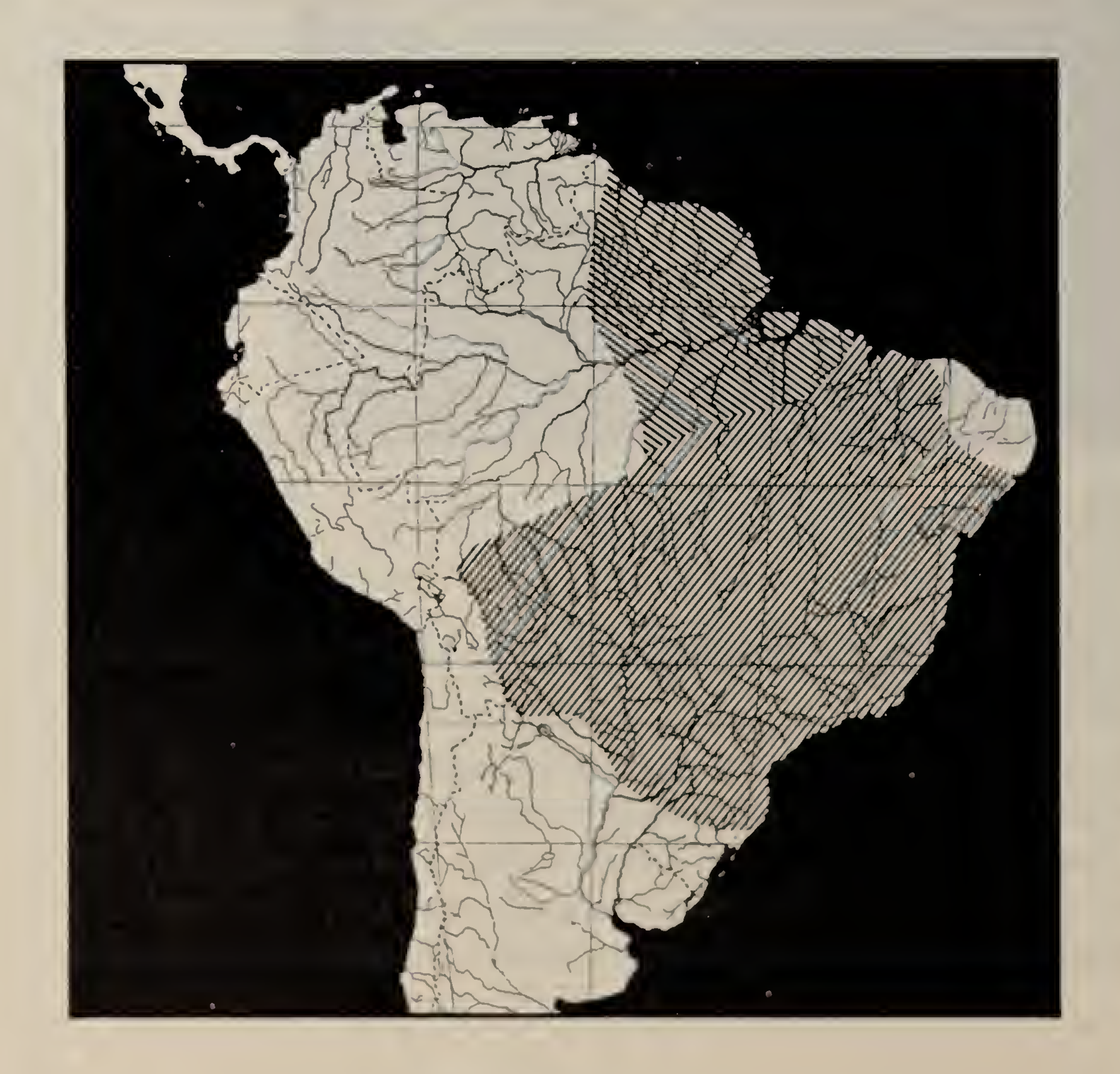


Figure 5.–The approximate ranges of *Ramphastos toco albogularis* (southern shaded area) and *R. t. toco*. We are much indebted to F. C. Novaes' excellent paper (1949) for distributional data on all of the Brazilian species of *Ramphastos*.

Body-size.–It is difficult to make exact comparisons of body-size among these toucans, because few collectors have recorded any figures on weight or total length. In general, *Ramphastos dicolorus* is the smallest member of the genus and *R. toco* is the largest, with the other species ranging between, in about the order suggested by the other variable characters.

Geographical trends.–The genus *Ramphastos* is found practically throughout the more humid forested area of continental America (Figure 3). There is not space here to do more than consider briefly some of the trends of geographical distribution in the genus.



Figure 6.–The approximate ranges of *Ramphastos sulfuratus brevicarinatus* (Venezuela to the Gulf of Honduras) and of *R. s. sulfuratus*.

In general, there seems to be a north and northwestward trend from the more primitive (as we here consider them) to the more highly developed forms. *Ramphastos dicolorus*, the most primitive species by most of our criteria, is the southernmost in distribution (Figure 4). *Ramphastos ariel*, next in our evolutionary series, is somewhat less southern, but its range lies south of the Amazon and south of the range of the most nearly related species, *Ramphastos vitellinus*. *Ramphastos toco*, the species we have placed at the top of our evolutionary series, does occur throughout most of eastern South America, but its larger-bodied and larger-billed form is found in the northern part of the species range (Figure 5). With the single exception of *Ramphastos toco*, all of the white-rumped species (which we have placed higher in our evolutionary series than the species with yellow or red rumps) are found only in the northern part of South America and in

Central America. One of these species, *Ramphastos sulfuratus*, is divided into two well-marked geographical forms, of which the one with the larger bill and the more restricted red border of the throat-and-breast patch (*R. s. sulfuratus*) is found to the northwest (Figure 6).

Obviously no one would imply that any of the present-day species of *Ramphastos* were the forebears of other modern species, but it does seem that there has been a common evolutionary trend, the 14 species we know today having progressed different distances from the ancestral type. It seems possible by comparing these modern species to reconstruct a good deal of that evolutionary route.

REFERENCES

HUXLEY, J. (1942): *Evolution: The Modern Synthesis.* London.

MILLER, W. DEW. (1924): *Further Notes on Ptilosis*, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. *50:* 305–331.

NOVAES, F. C. (1949): *Variação nos tucanos brasileiros do gênero Ramphastos* L. (*Ramphastidae, Piciformes*). Rev. Brasil. Biol. *9:* 285–296.

VAN TYNE, J. (1929): *The Life History of the Toucan Ramphastos brevicarinatus.* Univ. Mich. Mus. Zool. Misc. Publ. No. *19:* 1–43.

Pseudo-Subspecies

Charles Vaurie
The American Museum of Natural History, New York

Introduction

The realization that conspecific populations replace each other geographically has been a most fruitful concept in bird taxonomy. The first step which led to the recognition of polytypic species from the chaos of binomials is exemplified in palearctic ornithology by the great work of Hartert but in reaching this step it was sometimes necessary or unavoidable to be arbitrary and to treat as subspecies all populations which are allopatric or were believed to be. In recent years several authors have taken a further step by showing that in some heterogenous appearing continental polytypic species some forms which had been considered to be only subspecifically distinct are, or probably are, separate species. This question was discussed by Mayr (1951) in his paper on speciation in birds presented at the preceding International Ornithological Congress. In this paper Mayr listed eighteen pseudo-conspecific pairs of forms which had come to his attention in papers published on palearctic and oriental birds from 1946 to 1951. Several of these pairs had been studied by the present author who has since met with a number of other similar instances in continuing studies on palearctic birds. Since such forms are of considerable interest in a study of speciation and since they appear to be more numerous than seemingly hitherto suspected, a brief discussion of their characters and an estimate of the number of such forms are presented. The following remarks are based on the study of only a few passerine families but will probably be found to be valid for other families as well and for other regions than the palearctic.

These cases consist of closely related forms, a list of which is given in the appendix, which: (a) are much better differentiated morphologically from each other than is normal between continental subspecies of the same species, (b) may be allopatric but in the majority of the cases studied are sympatric to a greater or lesser extent, (c) have different ecological requirements, (d) are or appear to be reproductively isolated or virtually so. Each one of these points may be elaborated a little further.

Morphological Differences

The two pseudo-subspecific forms differ structurally and usually in their pattern or pigmentation as well (tables 2, 3, and 4) and show no signs of intergradation. In regard to structure, one of the two forms is larger, sometimes abruptly so, as shown by the length of the wing and general body size and build, they have different proportions, a different wing formula, and a bill which differs in size and/or shape. In regard to colora-



Figure 1. – Differences in the pattern of the plumage and shape of the bill. *Turdoides caudatus salvadorii* (left) and *T. altirostris* (right). Natural size.

tion the differences are clear cut and often abrupt. They may be expressed by differences in pattern or by a change in the nature of the pigment; for instance, one form may be green or greenish while the other is brown or gray. In the case of the pattern, one form may have contrastingly colored areas in the wing, tail, or body plumage which are lacking in the other; or one form may be streaked while the other is not or if streaks are present in both forms they are boldly indicated in one and obsolete or virtually so in the other. A typical example of differences in the pattern of the plumage and shape of the bill is illustrated in figure 1.

The forms in some pseudo-subspecific pairs can be differentiated by all the criteria mentioned but this is exceptional and normally they are separable by a varying combination of several of these criteria. The structural differences are those which are most constantly present. A single taxonomic character might be sufficient if conspicuous enough, for instance as in the case of the two jackdaws, but even in this case the white-bellied form (*Corvus dauuricus*) differs from the black-bellied form (*C. monedula*) by a clear cut difference in wing formula. In *C. dauuricus* the first primary is shorter than in the specimens of *C. monedula* which I have examined from Asia, and the second primary is shorter than the fifth instead of being equal.

Morphological criteria by themselves are insufficient to prove that two forms are separate species for many subspecies do differ sharply morphologically but they are important when, as in the case of the forms discussed in this paper, there is no evidence of intergradation and hence of gene flow. It is possible also that morphological criteria are inconclusive in the sense that isolating mechanisms may arise with less of obvious distinctions than we have been accustomed to suppose.

Distribution

In the majority of the cases listed in the appendix (in 17 of the 23 pairs) the breeding ranges of the two pseudo-subspecific forms overlap to a greater or lesser extent. The overlap may extend over an entire region or several regions. One form (figure 2) may breed throughout the range of the other as in the case of *Phylloscopus collybita* and *P. lorenzii* where *P. collybita abietinus* breeds in the Caucasus and Transcaucasia over the entire range of *P. lorenzii*, or show a wide overlap as in *P. collybita* and *P. neglectus*, or the two forms in each pair are sympatric over about half or more of their range, as in the cases of very widely distributed forms such as *Melanocorypha calandra* and *M. bimaculata*, and *Alauda arvensis* and *A. gulgula*. In *Melanocorypha* the overlap extends all the way from the Mediterranean to central Asia and it is nearly as great in the two skylarks. On the other hand, the geographical overlap may be very slight and occur only at one or two points where the ranges meet, as in the cases of *Acrocephalus arundinaceus* and *A. stentoreus* (figure 3) on the eastern shores of the Aral Sea and on the lower Syr Darya, and of *Sylvia melanocephala* and *S. mystacea* in eastern Palestine and the Jordan Valley, suggesting that these two cases are instances of a secondary expansion of the range which occured after the two forms had been geographically separate during a time period sufficiently long for them to have perfected reproductive isolation. Several of the pairs listed occur in regions which, ornithologically speaking, were very little known, such as northeastern Afghani-

stan, or relatively little known, such as northeastern Iran, but where large scale collecting during recent years has demonstrated an extensive overlap between western and eastern, or Himalayan, forms which hitherto had been believed to be geographically representative.

In one of the six allopatric pairs listed in the appendix, present evidence suggests that *Phylloscopus nitidus* and *P. trochiloides* may eventually be found to overlap in eastern Afghanistan (Vaurie, 1954d). The ranges of two other pairs, *Eremophila alpestris* and *E. bilopha*,

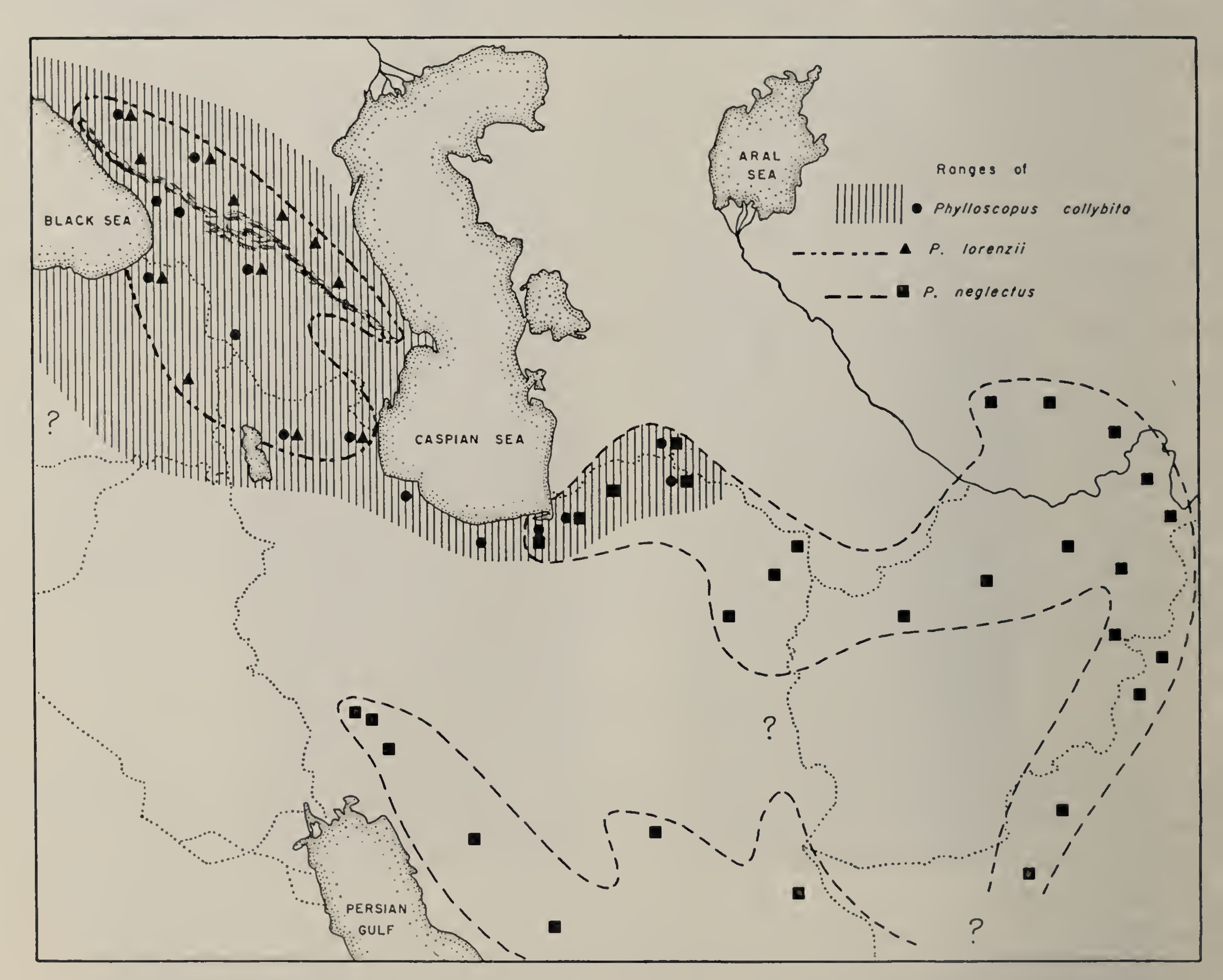


Figure 2. – Distribution during the breeding season of *Phylloscopus collybita abietinus* (in the Caucasian region, eastern Asia Minor, and northern Iran), of *P. lorenzii*, and of *P. neglectus*.

and *Corvus corax* and *C. ruficollis* meet in north Africa as well as the Near East but apparently do not overlap in these regions although the two ravens nest only two kilometers apart in the Near East and appear to actually overlap over a wide region in southern Iran. *Ammomanes phoenicurus* and *A. cincturus* are prevented from meeting by the presumably impassable ecological barrier of the Rann of Kutch and the Thar Desert. The two starlings present an interesting case discussed below. The two flycatchers which are considered to be separate species by Whistler (1932) but which may represent a border line case between species and subspecies are placed in this list because their plumage sequence is different.

In the case of the pseudo-subspecies which show no evidence of geographical overlap the forms are nevertheless within dispersal range of each other and one would expect to see visible effects of gene flow if they were conspecific.

It is of interest to note that with the exception of the two starlings, the 23 pairs of pseudo-subspecific forms all occur in regions where different elements of the palearctic avifauna have come into secondary contact as the result of complicated orographic and

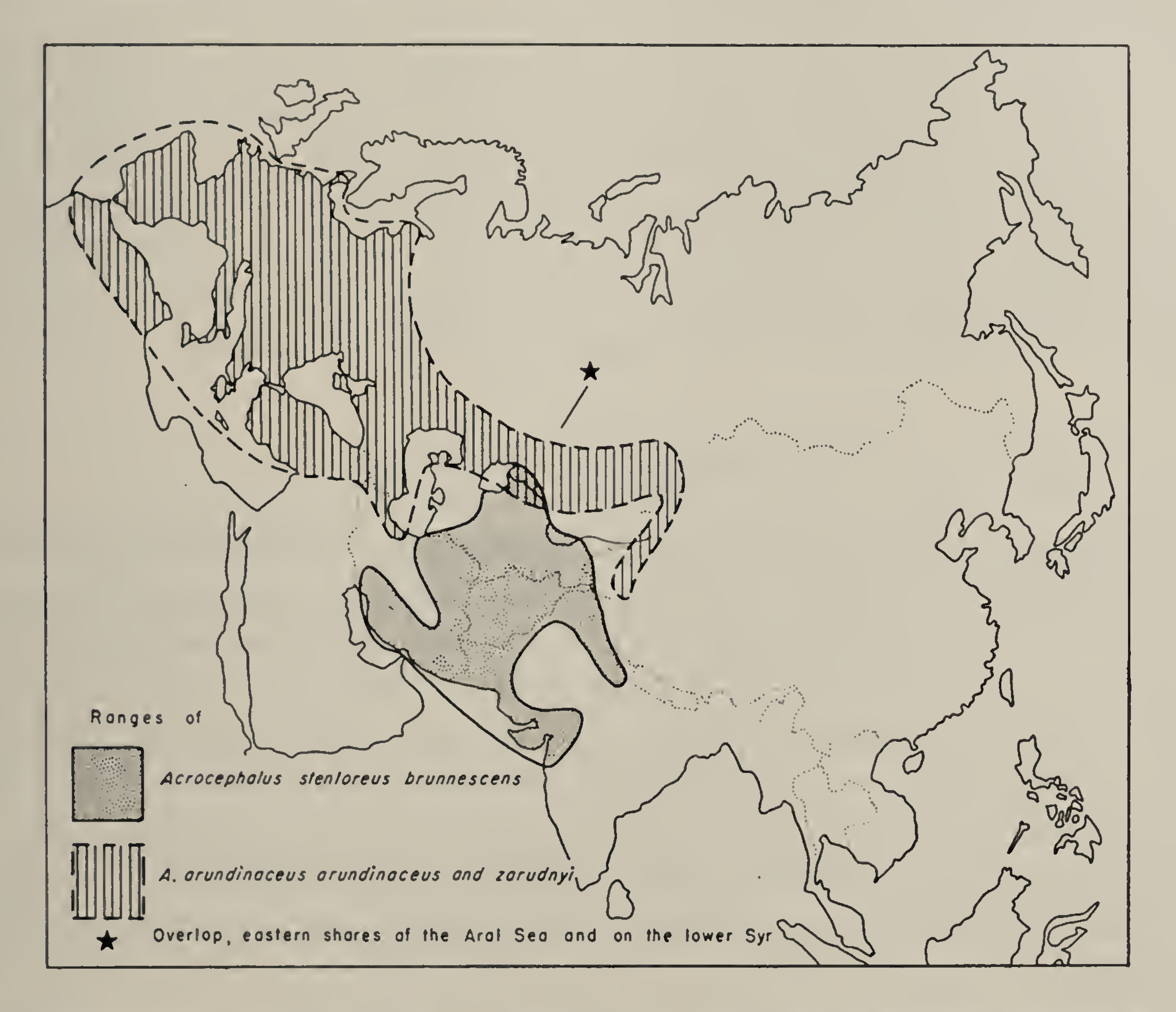


Figure 3. – Distribution during the breeding season of *Acrocephalus arundinaceus arundinaceus*, *A. arundinaceus zarudnyi*, and *A. stentoreus brunnescens*. See also Stresemann and Arnold (1949), figure 6.

climatic changes. Northeastern Iran is well known as a region of great zoogeographical interest but I have found that in birds it is almost rivalled by the region centering around northeastern Afghanistan north of the Hindu Kush where the avifauna of middle Asia meets with that of central Asia and that of the Himalayas. Other regions where pseudo-subspecific pairs are to be expected are in the southern Urals, the Caucasian region, the Tarbagatai, the Sayans, Amurland and Ussuriland, and Sikang and western Szechwan.

Ecological Differences

The sympatric forms differ in their requirements or they would not be able to coexist. A single illustration in which three instead of two forms are involved will be sufficient. I have found as the result of the examination of very large series that three closely similar warblers, *Sylvia curruca*, *S. althaea*, and *S. minula* are sympatric over several regions in

Iran. Of these, *S. curruca* is apparently the most tolerant and will breed in almost any type of country although it prefers more humid sites and grassy locations with trees or bushes; *S. althaea* breeds only on slopes with sparse vegetation, while *S. minula* is restricted to the more arid and barren sites with stunted and scanty bushes or scrub and throughout its range is chiefly a form of the desert. Even on their winter grounds, as in Sind, *S. curruca* and *S. minula* select a different habitat (Ticehurst, 1922). Altitudinal preferences are common and separate the forms in several pairs.

The taxonomic significance of ecological competition has been discussed by Mayr (1951). Some sort of competition keeps apart the forms whose ranges meet. For instance, the two ravens do not appear to associate even when feeding on carcasses. The case of the two starlings is interesting for their ranges are separated by an unoccupied zone in Italy and southern France which would seem to be ecologically suitable for a starling, but the two forms apparently repel one another for although both occasionally invade this neutral zone they have so far been unable to establish themselves.

Reproductive Isolation

All the forms in the various pairs listed in the appendix which are sympatric or the ranges of which are contiguous have apparently reached species level for they do not interbreed or do not interbreed freely. I know of only two instances where specimens showing signs of hybridization have been reported. Johansen (1944) reports that he found but a single specimen in the collection of the Leningrad Museum which appeared to be a hybrid between *Corvus monedula* and *C. dauuricus*, and elsewhere (Vaurie, 1954d) I have reported that I have examined a few specimens showing some slight signs of hybridization between *Phylloscopus collybita abietinus* and *P. lorenzii*, but the existence of an occasional hybrid between two forms is not necessarily a conclusive proof that they are conspecific.

The Number of Pseudo-Subspecies

The forms listed in the appendix belong to families well represented in the palearctic region and permit an estimate of how commonly pseudosubspecific forms occur. In the table below (table 1) the left hand column indicates the total number of species which I recognize in a check-list of the palearctic region now in the course of preparation, the central column indicates how many of these forms have been considered in the past to be only subspecies, and the right hand column the number of valid subspecies in the listed species which in their original description had been called full species. The two finches listed in the appendix are not included for I have not completed the study of this family.

According to this count, about 10% of the forms which are now more or less generally considered to be only subspecies are separate species or in a few cases are on the border line between species and subspecies. This number may be too high for it is evident that these forms are more frequent in some families, and it is possible that the families which were not studied contain fewer of these forms. I know of no other similar estimate but

TABLE I

The Number of Pseudo-Subspecies

	Total number of full species (recognized by Vaurie, see text)	Pseudo-subspecies	Valid subspecies of polytypic species originally described as full species
Alaudidae	25	6	50
Hirundinidae	11	1	15
Muscicapinae	22	1	10
Timaliinae	33	2	19
Sylviinae	100	9	67
Sturnidae	9	1	9
Corvidae	25	2	47
Total	225	22	217

Dementiev (1934) states that in 4% of the total number of subspecies recognized for the Soviet Union, forms which are considered to be conspecific overlap, about half of which hybridize while the others behave as separate species. The third column shows that in the families or subfamilies listed the modern concept of polytypic species has reduced the number of recognized species to about one half.

Border Line Cases

Some of the forms listed in the appendix, such as the two flycatchers and the two swallows, are border line cases where it is difficult to decide whether or not species level has been reached. In other border line cases, not included in the appendix, it seems best to treat the forms involved as subspecies when such forms are connected by freely interbreeding intermediate populations. These cases may constitute an instance of circular overlap and in the zone of overlap the forms involved are very clearly differentiated morphologically, have different ecological preferences and do not interbreed. The case of the two races of *Parus major* which overlap along the middle Amur has been well publicized. In the families studied there are two similar instances which are not nearly so well known. *Phylloscopus trochiloides viridanus* and *P. trochiloides plumbeitarsus* are sympatric in northwestern Mongolia and in the western Sayan but are connected back to the other races of *P. trochiloides* by the intermediate race *obscuratus*. The populations at the eastern end of the range of *Pica pica bactriana* and those at the western end of the range of *Pica pica hemileucoptera* overlap broadly in Russian Turkestan and show no signs whatever of interbreeding but the populations at the eastern end of the range of *hemileucoptera* intergrade perfectly with the eastern Siberian populations of *Pica pica*.

In other border line cases where there is no circular overlap the geographical variation is clinal and in the forms involved, as shown by the experimental work of Moore (1947) with frogs, adjacent populations appear to be perfectly interfertile but the populations at the ends of the cline are completely sterile.

Conclusion

A satisfactory nomenclatural solution of the problem in classification presented by closely related forms cannot always be reached. Every case must be decided on its merits and all possible criteria must be utilized in order to arrive at the correct decision. In cases where speciation seems to have been accomplished there should be no hesitation in recognizing it but it is equally wrong to call a population a species if it is a subspecies than to call it a subspecies if it is a species. Situations similar to those discussed in this paper have been found by many contemporary authors but the present discussion has been limited to the families indicated in order to give a quantitative treatment of the situation. I would like to express my gratitude to my friends and colleagues, Drs. Ernst Mayr and Dean Amadon for criticism and suggestions.

APPENDIX

Pseudo-conspecific Pairs of Species

The forms listed below include only those studied by me in a series of papers references to which are given. For a number of additional pseudo-conspecific pairs belonging to other families, see Mayr (1951). I have not published notes on *Acrocephalus arundinaceus* and *A. stentoreus* but my findings agree with those of Stresemann and Arnold (1949), or on *Acrocephalus agricola* and *A. concinens* but I find that these last two forms are sympatric in eastern Afghanistan and differ from one another by a clear cut difference in wing formula, as also in proportions, bill characters, and coloration, see also Whistler (1928). The forms in one or two pairs are almost generally acknowledged to be separate species but these pairs are listed here because some authors (such as Meinertzhagen, 1951), perhaps in an effort to reduce the number of species as much as possible, have considered them to be only subspecifically distinct.

1. *Ammomanes phoenicurus* and *A. cincturus*, Vaurie, 1951.
2. *Calandrella cinerea* and *C. acutirostris*, Vaurie, 1951.
3. *Calandrella rufescens* and *C. leucophaea*, Vaurie, 1951.
4. *Melanocorypha bimaculata* and *M. calandra*, Vaurie, 1951.
5. *Alauda arvensis* and *A. gulgula*, Vaurie, 1951.
6. *Eremophila alpestris* and *E. bilopha*, Vaurie, 1954c.
7. *Delichon urbica* and *D. dasypus*, Vaurie, 1954f.
8. *Ficedula parva* and *F. subrubra*, Vaurie, 1954f.
9. *Turdoides caudatus* and *T. altirostris*, Vaurie, 1953.
10. *Pomatorhinus erythrogenys* and *P. erythrocnemis*, Vaurie, 1954a.
11. *Acrocephalus arundinaceus* and *A. stentoreus*, Stresemann and Arnold, 1949.
12. *Acrocephalus agricola* and *A. concinens*, Vaurie (MS)
13. *Sylvia curruca* and *S. althaea*, Vaurie, 1954e.
14. *Sylvia curruca* and *S. minula*, Vaurie, 1954e.
15. *Sylvia melanocephala* and *S. mystacea*, Vaurie, 1954e.
16. *Phylloscopus collybita* and *P. lorenzii*, Vaurie, 1954d.
17. *Phylloscopus collybita* and *P. neglectus*, Vaurie, 1954d.
18. *Phylloscopus trochiloides* and *P. nitidus*, Vaurie, 1954d.
19. *Phylloscopus affinis* and *P. subaffinis*, Vaurie, 1954d.
20. *Rhodopechys mongolica* and *R. githaginea*, Vaurie, 1949.
21. *Sturnus vulgaris* and *S. unicolor*, Vaurie, 1954f.
22. *Corvus monedula* and *C. dauuricus*, Vaurie, 1954b and in this paper.
23. *Corvus corax* and *C. ruficollis*, Vaurie, 1954b.

Tables 2, 3, and 4

The tables below were suggested by Dr. Mayr in order to bring out some of the morphological differences between the twenty-three pseudo-conspecific pairs listed. Only the more salient differences are listed and the comparisons as to pattern and coloration apply only, unless otherwise stated, to adult males in fresh or little worn plumage, in some but not in all cases the differences in pattern and coloration are emphasized in worn plumage.

TABLE 2

Morphological Differences, Color, Pattern, and Wing Formula

Species	Coloration and Pattern	Average Wing Formula
Ammomanes phoenicurus	Heavily saturated, well streaked below, tail pattern very sharp, wing dark brown	$2 < 6$, first primary 9–12 mm longer than primary coverts
Ammomanes cincturus	Very pale, faintly streaked, tail pattern not sharp, whole wing rufous	$2 > 6$, first primary 1–3 mm longer than primary coverts
Calandrella cinerea	Somewhat more streaked	$4 < 2, 3$; 5 much < 4
Calandrella acutirostris	—	2, 3, 4, 5 subequal
Calandrella rufescens	Pattern similar in both	$2 < 5$; $4 < 5$
Calandrella leucophaea	Paler and whiter	$2 = 6$; 3, 4, 5 subequal
Melanocorypha bimaculata	No white on secondaries, small white or buffy tips on outer rectrices	$2 = 3$
Melanocorypha calandra	Secondaries very broadly tipped with white, outer tail feathers all white	$2 < 3$
Alauda arvensis	Pattern and coloration similar in both	Wing pointed, 5 much $< 2, 3, 4$
Alauda gulgula	—	Wing much more rounded, 2, 3, 4, 5 subequal
Ficedula parva	First winter male plumage similar to that of the adult female; rufous throat of adult male not bordered with black	$2 = 6$
Ficedula subrubra	First winter male similar to adult male; adult male browner above, redder below, with throat bordered by black	$2 < 7$
Turdoides caudatus	More heavily streaked	Wing less rounded, $3 = 7$
Turdoides altirostris[1]	Not heavily streaked	$3 = 10$
Pomatorhinus erythrogenys	Not spotted on breast	Formula similar in both
Pomatorhinus erythrocnemis	Heavily spotted on breast	
Acrocephalus arundinaceus	Pattern and coloration similar in both	$3 > 4$
Acrocephalus stentoreus	—	$3 = 4$
Acrocephalus agricola	More olive	2 slightly < 3; $2 = 6$
Acrocephalus concinens	More rufous	2 much < 3; $2 = 8$
Sylvia curruca	Brownish	$2 = 5$
Sylvia althaea	Ashy	$2 = 7$

[1] Compared to *Turdoides caudatus salvadorii*.

TABLE 2

(Continued)

Species	Coloration and Pattern	Average Wing Formula
Sylvia curruca	Brownish	2 = 5
Sylvia minula	Sandy	2 = 7
Sylvia melanocephala	Crown pure black, sharply defined	2 = 8
Sylvia mystacea	Crown sooty, not sharply defined	2 = 6
Phylloscopus collybita	Olive above, tinged with yellow below	2 = 6, 7
Phylloscopus lorenzii[1]	Warm brown above, not tinged with yellow below	2 = 8, 9
Phylloscopus collybita	See above	2 = 6, 7
Phylloscopus neglectus[2]	Sandy above, whitish below not tinged with yellow	2 = 8, 9, 10
Phylloscopus trochiloides	Dull, grayish olive above, whitish below	2 = 7 or 8
Phylloscopus nitidus[3]	Bright green above, yellow below	2 = 6
Phylloscopus affinis	Olive above in fresh plumage, gray in worn plumage, underparts yellow, bill yellow below	2 = 9 or 10
Phylloscopus subaffinis	Olive brown in all plumages, buffy yellow below, bill black below	2 = 10
Rhodopechys mongolica	Streaked above, yellowish brown above, not tinged with pink, immatures streaked	Formula similar in both
Rhodopechys githaginea	Not or not well streaked above, ashy gray above with pinkish tinge, immatures not streaked	—
Sturnus vulgaris	Adult spotted, green and purple pigments well indicated	2 slightly > 3
Sturnus unicolor	Adult not spotted, oily graphite in color with very dull green or purple pigments, crest and hackles much longer	2 slightly < 3
Corvus monedula	Breast and belly black	2 = 5, first primary about 50 mm longer than primary coverts
Corvus dauuricus[4]	Breast and belly white	2 much > 5, first primary about 35 mm longer than primary coverts
Corvus corax	Blue-black on head and mantle, tail more pointed	3, 5 subequal
Corvus ruficollis[5]	Coppery-brown on head and mantle	3 > 5 by 10–20 mm

[1] Compared to *Phylloscopus collybita abietinus.*
[2] Compared to *Phylloscopus collybita abietinus.*
[3] Compared to *Phylloscopus trochiloides viridanus.*
[4] Compared to *Corvus monedula soemmeringii* from Siberia.
[5] Compared to *Corvus corax subcorax* from Iran.

TABLE 3

Morphological Differences, Measurements[1]

Species	Wing length or, where indicated, proportion of the length of the tail to that of the wing	Average bill length and shape of the bill
Ammomanes phoenicurus	102–113 (105)	17·5
Ammomanes cincturus	91–104 (96)	14, much weaker
Calandrella cinerea	93–102 (98)	13·5
Calandrella acutirostris	88–95 (92)	14·5, more attenuated and decurved
Calandrella rufescens	94, 105 (98)	15
Calandrella leucophaea	92, 94	12, 12, much weaker
Melanocorypha bimaculata	122–130 (125)	21
Melanocorypha calandra	133–140 (135)	19, distinctly stouter
Alauda arvensis	114–123 (118)	17
Alauda gulgula[2]	87–97 (95)	16·5 but proportionately longer; less thickened and less straight, slightly decurved
Ficedula parva	67–72 (70)	15·5
Ficedula subrubra	68–70 (69)	14, slightly weaker
Turdoides caudatus	84–93 (89)	24·5
Turdoides altirostris[3]	73–83 (77)	22·5, bill higher and stouter
Pomatorhinus erythrogenys	96–102 (98·5)	36
Pomatorhinus erythrocnemis	88–98 (93)	38
Acrocephalus arundinaceus	94–101 (97)	25
Acrocephalus stentoreus	83–94 (88)	25, but much narrower at base
Acrocephalus agricola	57–62 (60)	15
Acrocephalus concinens	52–57 (55)	15, slightly less attenuated
Sylvia curruca	64–69 (66·5)	12
Sylvia althaea	69–74 (71)	14·5, heavier and stronger
Sylvia curruca	64–69 (66·5)	12
Sylvia minula[4]	58–64 (62)	11, slightly weaker
Sylvia melanocephala	tail 106 % of wing	15
Sylvia mystacea	tail 86 % of wing	13, less heavy and thick
Phylloscopus collybita	tail 78 % of wing	12·5, similar in both
Phylloscopus lorenzii[5]	tail 84 % of wing	12·5
Phylloscopus collybita	63–66 (64)	12·5
Phylloscopus neglectus	50–54 (52)	9·5
Phylloscopus trochiloides	60–63 (62)	13
Phylloscopus nitidus[6]	64–68 (66)	14, but coarser and stouter
Phylloscopus affinis	55–62 (59)	13
Phylloscopus subaffinis	49–56 (52)	11·5, slightly more slender
Rhodopechys mongolica	88–96 (92·5)	10
Rhodopechys githaginea	87–92 (89)	11, but more massive

[1] Eight to ten or many more specimens measured except in *Calandrella leucophaea*.
[2] *Alauda arvensis dulcivox* and *Alauda gulgula inconspicua*.
[3] Compared to *Turdoides caudatus salvadorii*.
[4] *Sylvia minula minula*.
[5] Compared to *Phylloscopus collybita abietinus*.
[6] Compared to *Phylloscopus trochiloides viridanus*.

TABLE 3

(Continued)

Species	Wing length	Average bill length and shape of the bill
Sturnus vulgaris	128–136 (131)	29
Sturnus unicolor	129–138 (135)	31, usually less flattened above
Corvus monedula	230–250 (240)	36
Corvus dauuricus[1]	230–240 (235)	33, usually slightly more stubby
Corvus corax	460–475 (467)	81, much larger throughout
Corvus ruficollis[2]	370–410 (392)	62

[1] Compared to *Corvus monedula soemmeringii* from Siberia.
[2] Compared to *Corvus corax subcorax* from Iran.

TABLE 4

Measurements, Proportions, and Coloration in *Delichon urbica* and *Delichon dasypus*
(25 specimens of both sexes for each)

	Wing length	Tail length	Wing/Tail Percent	Tail furcation
Delichon u. urbica	98–111 (104)	47–60 (54)	48–56 (52)	13–21 (16)
Delichon dasypus	95–111 (103)	40–50 (42)	38–45 (42)	0– 2 (·5)

More saturated than *D. urbica*, wings and tail blacker, blue of body plumage deeper and blacker, white parts of the plumage smoky, not pure white.

REFERENCES

DEMENTIEV, G. P. (1934): Proc. VIIIth Int. Orn. Congr.: 245.
JOHANSEN, H. (1944): J. Orn. *92:* 15.
MAYR, E. (1951): Proc. Xth Int. Orn. Congr.: 91–131.
MEINERTZHAGEN, R. (1951): Proc. Zool. Soc. London *121:* 81–132.
MOORE, J. A. (1947): Proc. Nation. Acad. Sci. Washington *33:* 72–75.
STRESEMANN, E. and ARNOLD, J. (1949): J. Bombay Nat. Hist. Soc. *48:* 428–443
TICEHURST, C. B. (1922): Ibis: 561–562.
VAURIE, C. (1949): Amer. Mus. Novitates no. 1424: 30–34.
– (1951): Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. *97:* 431–526.
– (1953): Amer. Mus. Novitates no. 1642: 1–8.
– (1954a): Amer. Mus. Novitates no. 1669: 2.
– (1954b): Amer. Mus. Novitates no. 1668: 16–17, 20–22.
– (1954c): Amer. Mus. Novitates no. 1672: 4.
– (1954d): Amer. Mus. Novitates no. 1685: 5–9, 20–21.
– (1954e): Amer. Mus. Novitates no. 1692: 9–13.
– (1954f): Amer. Mus. Novitates no. 1694: 4–5, 12–13 16–17.
WHISTLER, H. (1928): Ibis: 449–453.
– (1932): J. Bombay Nat. Hist. Soc. *36:* 81.

VII.

ZOOGEOGRAPHY AND FAUNISTICS

ZOOGEOGRAPHIE UND FAUNISTIK

ZOOGÉOGRAPHIE ET FAUNISTIQUE

For other faunistic subjects see also section VIII «Ecology and Population», p. 415 ff.

Die Jenissej-Faunenscheide in Sibirien und ihr Durchbruch

HANS JOHANSEN
Kopenhagen

Eine wenig bekannte, aber hochinteressante Faunenscheide liegt in der nördlichen Paläarktis, im Jenissej-Gebiet, an der Grenze zwischen West- und Mittelsibirien. SEWERZOW wies schon 1877 auf diese hin, und SUSCHKIN hat 1925 näher über die Verhältnisse berichtet. Da ich selbst viele Jahre im östlichen Teile Westsibiriens ornithologisch gearbeitet habe, möchte ich hier gerne meine Gedanken über Entstehung, Funktion und Veränderung dieser Faunenscheide mitteilen.

Für einen jeden, der sich mit zoogeographischen Problemen oder auch nur systematischen Studien in der Paläarktis abgegeben hat, ist es klar, dass wir es hier mit zwei grossen Faunengruppen zu tun haben, einer östlichen und einer westlichen. Jede besteht aus mehreren differenzierten Faunen oder Faunentypen. In der westlichen Gruppe können wir eine *mediterrane Trockenfauna* und eine *europäische Laubwaldfauna* unterscheiden. In der östlichen finden wir ganze vier Faunen: die subtropische *chinesisch-japanische*, die *tibetanische Hochgebirgsfauna*, die *mongolische Wüstenfauna* und die *sibirische Taigafauna.*

Die Differenzierung in eine Ost- und Westgruppe ist im südlichen Teile der Paläarktis ganz augenscheinlich durch die kolossalen gebirgsbildenden Prozesse am Ende des Tertiärs und Anfang des Quartärs zustande gekommen, die das zentralasiatische Hochgebirge und damit eine sehr effektive Barriere zwischen West und Ost schufen. Gleichzeitig entstand der neue Hochgebirgsfaunentyp. Hier im Süden liegen die Verhältnisse also relativ klar.

Ganz anders verhält es sich im nördlichen Teile der Paläarktis, wo junge gebirgsbildende Prozesse eine weniger grosse Rolle spielten. Dagegen hatten hier die Verschlechterung des Klimas und die Eiszeiten eine ausschlaggebende Bedeutung. Ihre Auswirkungen schufen keine mächtigen Schranken, bildeten aber mehr ökologisch geprägte Scheiden aus, die weniger hervortreten und nur stufenweise die östlichen Elemente von den westlichen trennen. Diese Scheiden entstanden auch viel später als die südlichen. Infolgedessen geht auch die Differenzierung der Tierformen hier nur selten über die Subspezies-Kategorie hinaus.

Die markanteste Scheide im westlichen Teile der Nord-Paläarktis liegt am Uralgebirge, und im östlichen Teile der Paläarktis ist es der Grosse Chingan im Amurknie und quer durch die Mandschurei. Die wichtigste Faunenscheide der nördlichen Paläarktis befindet sich jedoch in Mittelsibirien, im Jenissej-Gebiet. Hier machen die meisten europäischen Elemente, die noch ganz Westsibirien beherrschen, halt, und umgekehrt gehen auch viele östliche Elemente nicht über die Jenissejgegend hinaus.

Sieht man eine gewöhnliche geographische Karte an, ist die Lage der Scheide nicht so leicht zu verstehen. Keine hervortretenden Züge im Relief zu sehen, keine grossen Wasserbecken, überhaupt nichts, was man als hervortretende Barriere bezeichnen könnte. Der Jenissej-Fluss selbst, wenn auch ein paar Kilometer breit, kann natürlich für Vögel auf die Dauer keine Schranke bilden.

Wie ist diese wichtige Faunenscheide zustande gekommen? Die Uranfänge liegen wohl weit zurück, denn das Jenissej-Gebiet liegt am Westrande des uralten Mittelsibirischen Plateaus, des sogenannten Angara-Landes, wo seit paläozoischen Zeiten keine grösseren geologischen Veränderungen stattgefunden haben. Das Alter selbst hat vielleicht für die heutigen Verhältnisse keine so grosse Bedeutung mehr, doch aber die geologische Unterlage, die jedenfalls teilweise die Grundlage für die heutigen ökologischen Bedingungen bildet.

Am wichtigsten für die Entwicklung der rezenten Scheide war doch die Eiszeit, die im Westen, in Europa, sehr stark ausgebildet war, während sie im Osten, in Ostsibirien, nur lokal und in viel geringerem Ausmasse entwickelt war. Daher konnte sich in Ostsibirien eine den rauhen Verhältnissen und dem Nadelwalde angepasste Fauna an Ort und Stelle herausbilden. In Europa hingegen wurde die Fauna aus den nördlichen Teilen völlig verdrängt und erhielt in den südlichen Refugien ein «milderes Laubwaldgepräge».

Westsibirien lag als eine Art Niemandsland in der Mitte zwischen diesen beiden recht verschiedenen Faunen. Nach der Eiszeit wurde der südliche Teil vorwiegend aus dem Westen besiedelt, sowohl von der europäischen Laubwaldzone als auch von der mediterranen Steppenfauna. Der nördliche Teil mit der Taiga und Tundra erhielt die Fauna teilweise aus südsibirischen Refugien und teilweise aus Ostsibirien. So ist die Entstehung der westlichen und östlichen Vogelfauna und ihr Zusammentreffen in Westsibirien verständlich, aber warum ging die westliche Fauna nicht über den Jenissej noch weiter nach Osten, und umgekehrt warum macht ein grosser Teil der Ostfauna hier halt? Meiner Ansicht nach sind die Ursachen geographischer und ökologischer Natur.

Betrachten wir die Jenissej-Faunenscheide von Norden nach Süden, so finden wir, dass sie aus mehreren völlig verschiedenen orogenetischen Elementen besteht:

Die Taimyr-Halbinsel mit dem Byrranga-Gebirge und den vorgelagerten Inseln Ssewernaja Semlja bildet eine Schranke für manche nordischen Vogelarten, insbesondere Küstenvögel, da es selbst für Tundravögel zu arktisch werden kann, wenn sie bis zum 80. Grad heraufrücken müssen. Als Beispiele für die Scheidung von Arten können von Westen angeführt werden: *Branta ruficollis* und *Charadrius apricarius* und von Osten: *Somateria stelleri* und *Calidris melanotos* (= *maculatus*). Von getrennten Subspezies kann man nennen: *Branta bernicla bernicla* und *Br. b. nigricans* (oder *orientalis* Tug.), *Anser fabalis rossicus* und *A. f. serrirostris*, *Larus argentatus heuglini* und *L. a. vegae*, *Motacilla alba dukhunensis* und *M. a. ocularis*.

Weiter südlich in der sogenannten Nordsibirischen Tiefebene haben wir einen natürlichen ökologischen Durchbruch, der durch das weitverzweigte Flußsystem der Chatanga gebildet wird, die nahe Verbindung zur Piassina und zum Jenissej hat. Der Biotop ist die Waldtundra und der Nordrand der Taiga. Hier sind manche östlichen Formen durchgegangen, zum Beispiel *Capella stenura*, *Emberiza pallasi*, *Prunella montanella* – alle

bis etwa zum Ural. Umgekehrt aus dem Westen sind zum Beispiel *Turdus musicus* und *Phylloscopus trochilus* in schmalem Streifen bis zur Kolyma vorgedrungen.

In der südwärts nachfolgenden breiten Taigazone ist die Faunenscheide wieder gut ausgebildet, und zwar auf weiter Strecke sogar doppelt. Einerseits verläuft sie am Jenissej, wo der Fluss längs dem Rande des Mittelsibirischen Plateaus fliesst. Andererseits bilden auch die ausklingenden Falten des Jenissej-Horstes, der zwischen 61° und 65° in nordwestlicher Richtung den Jenissej überschreitet und sich zum oberen Tas und Elogui hinzieht, eine Scheide. Die Gebiete sind ökologisch recht verschieden. Im Osten sind sie trockener, steiniger und vorwiegend mit Lärchentaiga bestanden. Im Westen herrscht sumpfige Tannen-Fichten-Taiga vor. Die ungewohnten Biotope bilden eine Schranke für viele Arten und Unterarten.

Von Ostvögeln können vier Drosselarten als Beispiele genannt werden: *Turdus sibiricus*, *T. obscurus*, *T. eunomus*, *T. naumanni*. Ausserdem *Luscinia sibilans* und die Enten *Anas formosa* und *A. falcata*. Von westlichen Arten können wir anführen: *Acrocephalus schoenobaenus*, *Capella media*, *Porzana porzana* und *Melanitta fusca*.

Die vielen östlichen und westlichen Unterarten, die hier zusammentreffen, ergeben entweder Übergangsformen oder aber sie bilden hybride Populationen. Von den ersteren seien genannt: *Bubo bubo yennisseensis* (= *B. b. sibiricus* $\lesseqgtr$ *jacutensis*), *Sterna hirundo minussensis* (= *St. h. hirundo* $\lesseqgtr$ *longipennis*), *Phylloscopus trochiloides tunguskensis* (= *Ph. t. viridanus* $\lesseqgtr$ *plumbeitarsus*). Es sind auch viele gleitende Übergänge vorhanden, ohne anerkannte Zwischenformen, zum Beispiel *Luscinia svecica svecica* und *L. s. saturatior*, *Motacilla flava thunbergi* und *M. f. plexa*. Hybride Populationen bilden: *Corvus corone sharpei* × *C. c. orientalis*, *Motacilla alba dukhunensis* × *M. a. baicalensis* (im Süden auch *personata*), *Hirundo rustica rustica* × *H. r. tytleri* (das Mischprodukt von mir 1955 als *pseudogutturalis* beschrieben).

Der Südteil der Jenissej-Faunenscheide ist entschieden der interessanteste. Hier haben wir im Süden ganz bis in die Mongolei hinein das riesige Altai-Sajan-Gebirgssystem, das nicht nur ein mächtiges Bollwerk zwischen westlicher und östlicher Steppenfauna darstellt, sondern auch eine Scheide zwischen zentralasiatisch-mongolischen und nordsibirischen Elementen bildet. Der Altai ist jedoch ein Kapitel für sich und kann hier nicht mitbehandelt werden. Dagegen ist eine Reihe niedriger Ausläufer des Sajan-Altai-Gebirges nach Norden von grösster Wichtigkeit für die Jenissej-Faunenscheide. Sie sind nämlich mit Nadelwald-Taiga bestanden und riegeln infolgedessen die europäische Laubwaldfauna, die noch in der westsibirischen Waldsteppe zu Hause ist, nach Osten zu ab. Von Ost nach West sind drei solche Riegel zu erkennen:

1. Ausklingende Falten des Sajan, die westlich von Krasnojarsk in nordwestlicher Richtung über den Jenissej streichen. Sie trennen die Atschinsker Waldsteppe von der Krassnojarsker Waldsteppe.
2. Der Kusnezker Alatau, der vom Altai ausgehend als nadelwaldbestandener Höhenzug durch die Waldsteppe bis in die nördliche Taiga bei Tomsk reicht. Er trennt die Kusnezker Steppe von der Atschinsker Steppe.
3. Ein niedriger Höhenzug, das Salaïrgebirge, ebenfalls waldbestanden, scheidet die Steppe am Ob-Fluss von der Kusnezker Steppe.

Diese drei nacheinanderfolgenden Riegel geben natürlich eine sehr wirksame Schranke

für beide Seiten ab, und ihre Bedeutung ist doppelt. Einerseits rücken von Osten her längs diesen Vorposten südostsibirischer Gebirge eine Reihe Ostarten nach Westsibirien ein. Als Beispiele nennen wir: *Chaetura caudacuta*, *Pyrrhula cineracea*, *Muscicapa sibirica*, *Tribura thoracica*, *Phylloscopus proregulus*, *Herbivocula schwarzi*, *Luscinia cyane*. Andererseits sperren die waldbestandenen Riegel die Ausbreitung westlicher Vertreter der Laubwald- und Waldsteppenfauna ab, so zum Beispiel *Perdix perdix*, *Rallus aquaticus*, *Circus pygargus*, *Hippolais icterina*, *Sylvia nisoria*, *Sylvia borin*, *Saxicola rubetra*, *Luscinia luscinia*, *Fringilla coelebs*.

Wir können aber hier einen künstlichen Durchbruch der Faunenscheide konstatieren. In der gegenwärtigen Zeit grosser wirtschaftlicher Entwicklung wurden die genannten Waldriegel gründlich durchbrochen. Zuerst durch die Erbauung der Transsibirischen Eisenbahn, dann durch die landwirtschaftliche Kolonisation und schliesslich in neuester Zeit durch grosse industrielle Anlagen. Gewaltige Abholzungen wurden vorgenommen, und ganz neue Kulturbiotope sind entstanden. Häufig wuchs an Stelle des Urwaldes neuer sekundärer, parkartiger Steppenwald auf.

Dadurch konnten eine ganze Reihe der vorhergenannten westlichen Arten die Faunenscheide durchwandern und werden jetzt schon ziemlich gewöhnlich am Jenissej (zum Beispiel bei Krassnojarsk) nistend vorgefunden. Als Beispiel können wir anführen: *Fringilla coelebs*, *Sylvia communis*, *Sylvia borin*. Die gelegentlich angetroffenen *Luscinia luscinia* und *Hippolais icterina* sind auch schon auf dem Wege.

Auch einzelne östliche Elemente sind wohl diesen Weg gegangen. Ich denke hierbei an *Anthus richardi*, *Phylloscopus fuscus*, *Phragamaticola aëdon*.

Somit sehen wir an einem exakten Beispiel, wie eine uralte Faunenscheide durch Eingreifen menschlicher Kultur teilweise ihre Bedeutung verlieren kann. Sicherlich haben ähnliche Erscheinungen in früheren Zeiten auch in Europa und in anderen Teilen der Welt eine Rolle für die Ausbreitung der Tierwelt gespielt.

LITERATUR

JOHANSEN, HANS (1943–1955): *Die Vogelfauna Westsibiriens*. J. Orn. *91:* 3–110; *92:* 1–105, 145–204; *95:* 64–110, 319–342; *96:* 58–91.

JUDIN, K. A. (1952): *Beobachtungen über die Verbreitung und Biologie der Vögel im Krasnojarsker Gebiet*. Trudy Zool. Inst. Acad. Sci. USSR. *9:* 1013–1060 (russisch).

SCALON, W. (1935–1939): *Les oiseaux du sud de Taimir*. Gerfaut *25:* 1–20, 201–217; *27:* 108–120, 181–195, 220–225; *28:* 23–32, 91–105, 165–175; *29:* 32–48.

STEGMANN, B. (1938): *Grundzüge der ornitho-geographischen Gliederung des paläarktischen Gebietes. Faune de l'URSS. Oiseaux*, Bd. 1, Nr. 2, Moskau-Leningrad: 1–156 (russisch, deutsche Zusammenfassungen).

STRESEMANN, E. (1920): *Die Herkunft der Hochgebirgsvögel Europas*. Cl. Nederl. Vogelkund., Jber. Nr. 10: 71–93.

SUSCHKIN, P. P. (1925): *Die zoologischen Gebiete Mittelsibiriens und der nächstliegenden Teile Hochasiens und ein Versuch der Faunengeschichte des paläarktischen Asien*. Bull. Soc. Nat. Moscou *34:* 7–86 (russisch).

TUGARINOW, A. J. (1927): *The Birds of Siberia Adjacent to the Jenisei River. List and Distribution*. Mem. Middle Sib. Russ. Geogr. Soc. Krasnojarsk [2] *1:* 1–43 (russisch, englische Zusammenfassungen).

– (1934): *Essay on the History of the Arctic Fauna of Eurasia*. Trav. Comm. Etude Quat. Acad. Sci. USSR.: 47–58 (englisch, russische Zusammenfassung).

Avifauna Liechtensteiniana
(Kurzer Überblick)

PRINZ J. LIECHTENSTEIN
Vaduz

Das Gebiet des Fürstentums Liechtenstein ist 157,11 km² gross und liegt im Herzen Mitteleuropas, am oberen Rhein, zwischen den ostschweizerischen Kantonen St. Gallen und Graubünden und dem westlichen Bundesland Österreichs, Vorarlberg. Es ist dies die Grenze der Ost- und Westalpen. Auf der Karte ist das Land zwischen dem 47°3′ und 47°14′ nördlicher Breite und 9°38′ östlicher Länge (Greenwich) zu finden. Trotz der Kleinheit des Gebietes ist das Landschaftsbild abwechslungsreich und von grosser Schönheit. Zwei Drittel sind von Gebirgen, dem letzten Ausläufer des Rätikons, dessen Gipfel bis zu 2600 m ansteigen, erfüllt. Der Rest ist das Rheintal, ein teils intensiv bewirtschaftetes, teils sumpfiges Gebiet, das etwa auf 450 m Höhe liegt. Auch Torfmoore, teils in Bewirtschaftung, nehmen noch weite Striche dieses Niederlandes ein. Diese sogenannten Riede sind alluviale und diluviale Ablagerungsgebiete des Rheins.

Geologisch ist das Gebirge aus Triaskalken mit eingesprengtem Buntsandstein gebildet. Zwei Brücken zur helvetischen Kreide sind im äussersten Süden an der Graubündner Grenze der Fläscherberg und im Norden der Eschnerberg.

Der die Westgrenze gegen den Kanton St. Gallen bildende Rhein mit seinem stark wechselnden Wasserstand und verkiesten Bett ist der Hauptwasserlauf des Landes, auf einer Strecke von 26 km. Ein anderes Gewässer ist der Saminabach mit seinen Zuflüssen, der hinter dem vorderen Gebirgskamm zur Vorarlberger Ill fliesst. Das ganze Gebiet ist von vielen kleinen Bächen belebt und durchaus nicht wasserarm. Stehende Gewässer, die vom ornithologischen Standpunkt interessieren würden, hat es allerdings kaum, bis auf das sogenannte Gampriner Seeli, ein durch das Hochwasser des Jahres 1927 vergrösserter ehemaliger Rheinarm. Seit neuester Zeit stehen das Gewässer und seine Ufer unter Naturschutz.

Ein in den letzten Jahren erstellter Stausee des Saminabaches in Steg mit etwa 5 ha Ausdehnung auf 1300 m Höhe sowie ein ganz kleiner Alpsee auf 1730 m in Sass, am Kamm zwischen Malbun und dem Valorschtal, sind weitere Gewässer, die allerdings bisher kein Vogelleben gezeigt haben.

Das Klima des Landes ist ziemlich feucht. Die jährliche Niederschlagsmenge schwankt zwischen 1000 und 1200 mm. Der relativ geringe Feuchtigkeitsgrad wird stark durch den Föhn beeinflusst, der sogar den Weinbau bis auf Höhen von 500 m und mehr in diesem Teile des Rheintales erlaubt. Er bewirkt auch das nur kurze Verweilen der Schneedecke in unserem Gebiet. Nachdem uns präzise eigene Messungen über Temperaturen fehlen, gebe ich hier statistische Daten aus der Umgebung. Das Jahresmittel der Temperatur in der Höhe von 470 m im St.-Galler Rheintal ist 8,6° C. Die Anzahl der Schneetage ist

etwa 35,3 im Durchschnitt der letzten 25 Jahre. Diese Faktoren besagen, dass das Land auf der Scheidelinie vom ozeanischen in das kontinentale Klima liegt.

17% des Landes, insbesondere die gegen das Rheintal abfallenden Berghänge, sind bewaldet, Wiesen und Äcker bedecken 38%, die Hochalmen 25%, während der Rest mit 20% unproduktives Gebiet, insbesonders Felsregionen, ausmacht.

Dies liess vermuten, dass Liechtenstein auch ornithologisch interessant sei, und so lag der Wunsch nahe, endlich mit der Erforschung dieser letzten Terra incognita im Herzen Europas zu beginnen. Alte Aufzeichnungen, die Ornis betreffend, sind praktisch kaum vorhanden. So gibt es zum Beispiel eine Beschreibung eines unheimlichen Tieres im Gebiet der Gemeinde Eschen, das sich dann als balzende Rohrdommel herausstellte.

Es gelang mir im Jahre 1949, Herrn RICHARD HOMBERG, den früheren Verwalter, Forscher und Sammler der gräflich-Joseph-Seilern-Aspangschen Sammlung in Leschna, Ostmähren, zu finden und ihn als Mitarbeiter zu gewinnen. In diesen sechs Jahren haben wir vielerlei Material, bestehend aus Beobachtungsdaten, Belegen und Bälgen, zusammengebracht. Ausserdem wurden in den Naturaliensammlungen der Schulen die Stopfpräparate auf ihre Herkunft und Artzugehörigkeit untersucht und, falls im besprochenen Gebiete gesammelt, in die Liste aufgenommen. Das Land erfüllte die erwarteten Hoffnungen in bezug auf Gebirgsvögel und enttäuschte bezüglich der Limicolen und Anatiden, von denen ein starker Durchzug zu erwarten war. Trotz der genauen nord-südlichen Lage im Rheintal ist der Vogelzug nicht sehr stark. Ähnliche Beobachtungen wurden auch in den Bündner Tälern (SUTTER, 1953) gemacht. Unsere Beobachtungen ergaben eine Liste von 121 Arten von Brutvögeln. Selbstverständlich konnten wir trotz grösstem Fleisse und der relativen Kleinheit des Gebietes nicht jeden Winkel absuchen, so dass sich im Laufe der Jahre noch viele Beobachtungen und Ergänzungen dazufinden werden. Auch wird die Artenliste vermutlich noch um einiges vergrössert werden können. Der Grundstock jedoch ist da und liegt in schönen, von Herrn HOMBERG präparierten Bälgen in unserem kleinen Museum.

Einige namhafte Ornithologen aus dem Auslande, wie Dr. SASSI, Wien, Dr. VON ROKITANSKY, Wien, Freiherr VON VIETINGHOFF, Göttingen, Herr VON LEHMANN, Bonn, und andere Herren, leisteten schon ihren Teil zur Erforschung unseres Landes, wofür ihnen auch an dieser Stelle unser aufrichtigster Dank gebührt.

Ich will nur noch kurz einige der interessantesten Vogelarten erwähnen, die deutlich die auf eine Strecke von 2 bis 6 km zusammengedrängte Höhendifferenz von 450 m auf 2575 m zeigt. So zum Beispiel in der Ordnung der Hühnervögel die Wachtel im Rheintale bis zum Schneehuhn, das auf den Bergkämmen von 2300 m brütet.

Weiter sind noch interessante Brutvögel: Wachtelkönig, Blässhuhn, Flussregenpfeifer, grosser Brachvogel, Waldschnepfe, Wiedehopf, Felsenschwalbe (von der wir etwa 8 bis 12 Paare, in drei räumlich getrennten Steinbrüchen, die zwischen 500 bis 600 m Meereshöhe liegen, haben), Pirol, Nachtigall, Wacholderdrossel, Feldschwirl, Alpenbraunelle, Raubwürger, Rotkopfwürger, Schneefink, Alpenbirkenzeisig, Zitronenzeisig.

Vögel, die an anderen Orten häufig, so schon im Bodenseegebiet, vorkommen, bei uns aber ganz selten zur Beobachtung gelangten, sind: Haubentaucher, Zwergreiher Wildgänse, Kiebitz, Hohltaube, Turteltaube, Sumpfohreule, Ziegenmelker, Blauracke,

Grauspecht, Schwarzkehlchen, Trauerfliegenschnäpper, Wiesenpieper, Schafstelze, Grauammer.

Die grössten Raritäten bisher sind: der Abendfalke, der seit 1951 dreimal gesichtet wurde und von dem sich ein Männchen als Beleg in der Sammlung zu Vaduz befindet; der Rötelfalke, der von Dr. von Rokitansky, Wien, beobachtet wurde; der Nachtreiher und der Seeadler, von dem sich ein im Jahre 1927 erlegtes junges Stück in der Sammlung der Volksschule Vaduz befindet.

Wie man sieht, ist unser Land, wenn auch klein, ein Gebiet, das der Forschung noch viele Themen aufgibt, und ich hoffe, dass einige der Probleme in den nächsten Jahren einer Lösung näher gebracht werden können. So ist zum Beispiel das Zugproblem sicher sehr interessant, nachdem es mir scheint, als ob verschiedene Vögel erst von Norden her in unser Gebiet beim Frühjahrszug einfliegen.

Der Staat und Privatpersonen beginnen sich jetzt für unsere Vogelwelt zu interessieren und unterstützen die Forschung auf jede Weise. Ausserdem versucht der Staat, die Natur und ihre Lebewesen nach Möglichkeit zu schützen, und stellte so alle Adlerarten und den Graureiher ganz unter Schutz. Die übrige Vogelwelt ist durch das Tier- und Vogelschutzgesetz sowie durch das Jagdgesetz hinreichend gesichert.

Zum Schluss gebe ich eine Liste der im Fürstentum Liechtenstein bis jetzt festgestellten Vogelarten, wobei die Brutvögel mit einem * gekennzeichnet sind:

Podicipitiformes

* Zwergtaucher, *Podiceps ruficollis ruficollis* (Pallas, 1764)
Haubentaucher, *Podiceps cristatus cristatus* (Linnaeus, 1758)

Ciconiiformes

Graureiher, *Ardea cinerea cinerea* Linnaeus, 1758
Nachtreiher, *Nycticorax nycticorax nycticorax* Linnaeus, 1758
Zwergreiher, *Ixobrychus minutus minutus* (Linnaeus, 1766)
Grosse Rohrdrommel, *Botaurus stellaris stellaris* (Linnaeus, 1758)
Weisser Storch, *Ciconia ciconia ciconia* (Linnaeus, 1758)

Anseriformes

Höckerschwan, *Cygnus olor* (Gmelin, 1789)
Graugans, *Anser anser anser* (Linnaeus, 1758)
Blässgans, *Anser albifrons albifrons* (Scopoli, 1769)
Saatgans, *Anser fabalis* (Latham, 1787)
* Stockente, *Anas platyrhynchos platyrhynchos* Linnaeus, 1758
Knäckente, *Anas querquedula* Linnaeus, 1758
Krickente, *Anas crecca crecca* Linnaeus, 1758
Spiessente, *Anas acuta acuta* Linnaeus, 1758
Pfeifente, *Anas penelope* Linnaeus, 1758
Schnatterente, *Anas strepera* (Linnaeus, 1758)
Löffelente, *Spatula clypeata* (Linnaeus, 1758)
Tafelente, *Aythya ferina* (Linnaeus, 1758)
Reiherente, *Aythya fuligula fuligula* (Linnaeus, 1758)
Moorente, *Aythya nyroca nyroca* (Güldenstädt, 1769)
Schellente, *Bucephala clangula clangula* (Linnaeus, 1758)
Zwergsäger, *Mergus albellus* Linnaeus, 1758
Gänsesäger, *Mergus merganser merganser* Linnaeus, 1758

Falconiformes

* Wespenbussard, *Pernis apivorus apivorus* (Linnaeus, 1758)
  Schwarzer Milan, *Milvus migrans migrans* (Boddaert, 1783)
  Roter Milan, *Milvus milvus milvus* (Linnaeus, 1758)
* Habicht, *Accipiter gentilis gallinarum* (C. L. Brehm, 1831)
* Sperber, *Accipiter nisus nisus* (Linnaeus, 1758)
* Mäusebussard, *Buteo buteo buteo* (Linnaeus, 1758)
* Steinadler, *Aquila chrysaëtos fulva* (Linnaeus, 1758)
  Seeadler, *Haliaeetus albicilla albicilla* (Linnaeus, 1758)
  Kornweihe, *Circus cyaneus cyaneus* (Linnaeus, 1766)
  Steppenweihe, *Circus macrourus* (Gmelin, 1771)
  Rohrweihe, *Circus aeruginosus aeruginosus* Linnaeus, 1758
  Flussadler, *Pandion haliaëtus haliaëtus* (Linnaeus, 1758)
  Wanderfalke, *Falco peregrinus* Tunstall, 1771, ssp.
* Baumfalke, *Falco subbuteo subbuteo* Linnaeus, 1758
  Merlin, *Falco columbarius aesalon* Tunstall, 1771
  Rotfussfalke, *Falco vespertinus vespertinus* Linnaeus, 1766
  Rötelfalke, *Falco naumanni naumanni* Fleischer, 1818
* Turmfalke, *Falco tinnunculus tinnunculus* Linnaeus, 1758

Galliformes

* Auerhuhn, *Tetrao urogallus major* C. L. Brehm, 1831
* Birkhuhn, *Lyrurus tetrix tetrix* (Linnaeus, 1758)
* Alpenschneehuhn, *Lagopus mutus helveticus* (Thienemann, 1829)
* Haselhuhn, *Tetrastes bonasia rupestris* (Brehm, 1831)
* Steinhuhn, *Alectoris graeca saxatilis* (Bechstein, 1805)
* Rebhuhn, *Perdix perdix perdix* (Linnaeus, 1758)
* Wachtel, *Coturnix coturnix coturnix* (Linnaeus, 1758)
* Jagdfasan, *Phasianus colchicus colchicus* Linnaeus, 1758
* Ringfasan, *Phasianus colchicus torquatus* Gmelin, 1789
  sowie Kreuzungen zwischen den beiden Rassen

Gruiformes

  Wasserralle, *Rallus aquaticus aquaticus* Linnaeus, 1858
* Wachtelkönig, *Crex crex crex* (Linnaeus, 1758)
  Zwergsumpfhuhn, *Porzana pusilla intermedia* (Hermann, 1804)
* Tüpfelsumpfhuhn, *Porzana porzana* (Linnaeus, 1766)
* Grünfüssiges Teichhuhn, *Gallinula chloropus chloropus* (Linnaeus, 1758)
* Blässhuhn, *Fulica atra atra* Linnaeus, 1758

Charadriiformes

  Kiebitz, *Vanellus vanellus* (Linnaeus, 1758)
* Flussregenpfeifer, *Charadrius dubius curonicus* Gmelin, 1789
* Brachvogel, *Numenius arquata arquata* (Linnaeus, 1758)
  Schwarzschwänzige Uferschnepfe, *Limosa limosa limosa* (Linnaeus, 1758)
  Gambettwasserläufer, *Tringa totanus totanus* (Linnaeus, 1758)
  Flussuferläufer, *Actitis hypoleucos* (Linnaeus, 1758)
* Bekassine, *Capella gallinago gallinago* (Linnaeus, 1758)
  Zwergschnepfe, *Lymnocryptes minimus* (Brünnich, 1764)
* Waldschnepfe, *Scolopax rusticola rusticola* (Linnaeus, 1758)
  Kampfläufer, *Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758)
  Sturmmöwe, *Larus canus canus* Linnaeus, 1758
  Lachmöwe, *Larus ridibundus ridibundus* Linnaeus, 1758
  Flußseeschwalbe, *Sterna hirundo hirundo* Linnaeus, 1758

Columbiformes

Hohltaube, *Columba oenas oenas* Linnaeus, 1758
* Ringeltaube, *Columba palumbus palumbus* Linnaeus, 1758
Turteltaube, *Streptopelia turtur turtur* (Linnaeus, 1758)

Cuculiformes

* Kuckuck, *Cuculus canorus canorus* Linnaeus, 1758

Strigiformes

* Schleiereule, *Tyto alba* (Scopoli, 1769) ssp.
* Waldkauz, *Strix aluco aluco* Linnaeus, 1758
Zwergohreule, *Otus scops scops* (Linnaeus, 1758)
Sumpfohreule, *Asio flammeus* (Pontoppidan, 1763)
* Waldohreule, *Asio otus otus* (Linnaeus, 1758)
* Uhu, *Bubo bubo bubo* (Linnaeus, 1758)
* Rauhfusskauz, *Aegolius funereus funereus* (Linnaeus, 1758)
* Steinkauz, *Athene noctua noctua* (Scopoli, 1769)
* Sperlingskauz, *Glaucidium passerinum passerinum* (Linnaeus, 1758)

Caprimulgiformes

Ziegenmelker, *Caprimulgus europaeus europaeus* Linnaeus, 1758

Micropodiformes

* Mauersegler, *Micropus apus apus* (Linnaeus, 1758)
Alpensegler, *Micropus melba melba* (Linnaeus, 1758)

Coraciiformes

* Eisvogel, *Alcedo atthis ispida* Linnaeus, 1758
Blauracke, *Coracias garrulus garrulus* Linnaeus, 1758
* Wiedehopf, *Upupa epops epops* Linnaeus, 1758

Piciformes

* Wendehals, *Jynx torquilla torquilla* Linnaeus, 1758
* Schwarzspecht, *Dryocopus martius martius* (Linnaeus, 1758)
* Dreizehenspecht, *Picoïdes tridactylus alpinus* Brehm, 1831
* Kleinspecht, *Dendrocopos minor buturlini* (Hartert, 1912)
* Grossbuntspecht, *Dendrocopos major pinetorum* (Brehm, 1831)
* Grünspecht, *Picus viridis viridis* Linnaeus, 1758
Grauspecht, *Picus canus canus* Gmelin 1788

Passeriformes

* Heidelerche, *Lullula arborea arborea* (Linnaeus, 1758)
* Feldlerche, *Alauda arvensis arvensis* Linnaeus, 1758
Uferschwalbe, *Riparia riparia riparia* (Linnaeus, 1758)
* Felsenschwalbe, *Ptyonoprogne rupestris rupestris* (Scopoli, 1769)
* Mehlschwalbe, *Delichon urbica urbica* (Linnaeus, 1758)
* Rauchschwalbe, *Hirundo rustica rustica* Linnaeus, 1758
* Pirol, *Oriolus oriolus oriolus* (Linnaeus, 1758)
* Kolkrabe, *Corvus corax corax* Linnaeus, 1758
* Rabenkrähe, *Corvus corone corone* Linnaeus, 1758
Nebelkrähe, *Corvus corone cornix* Linnaeus, 1758
  sowie Kreuzungen zwischen den beiden obenstehenden Rassen
Saatkrähe, *Corvus frugilegus frugilegus* Linnaeus, 1758
* Dohle, *Coloeus monedula spermologus* (Vieillot, 1803)
* Tannenhäher, *Nucifraga caryocatactes caryocatactes* (Linnaeus, 1748)
* Elster, *Pica pica* (Linnaeus, 1758) ssp.

* Eichelhäher, *Garrulus glandarius glandarius* (Linnaeus, 1758)
* Alpendohle, *Pyrrhocorax graculus graculus* (Linnaeus, 1758)
* Kohlmeise, *Parus major major* Linnaeus, 1758
* Blaumeise, *Parus caeruleus caeruleus* Linnaeus, 1758
* Tannenmeise, *Parus ater ater* Linnaeus, 1758
* Haubenmeise, *Parus cristatus mitratus* Brehm, 1831
* Nonnenmeise, *Parus palustris communis* Th. Conrad, 1827
* Weidenmeise, *Parus atricapillus rhenanus* Kleinschmidt, 1900
* Alpenmeise, *Parus atricapillus montanus* Th. Conrad, 1827
* Schwanzmeise, *Aegithalos caudatus europaeus* (Hermann, 1804)
* Kleiber, *Sitta europaea* Linnaeus, 1758 ssp.
* Waldbaumläufer, *Certhia familiaris macrodactyla* C. L. Brehm, 1831
* Gartenbaumläufer, *Certhia brachydactyla* Brehm, 1820 ssp.
* Mauerläufer, *Tichodroma muraria* (Linnaeus, 1766)
* Wasseramsel, *Cinclus cinclus* (Linnaeus, 1758) ssp.
* Zaunkönig, *Troglodytes troglodytes troglodytes* (Linnaeus, 1758)
* Grauer Steinschmätzer, *Oenanthe oenanthe oenanthe* (Linnaeus, 1758)
* Braunkehlchen, *Saxicola rubetra* (Linnaeus, 1758)

Schwarzkehlchen, *Saxicola torquata rubicola* (Linnaeus, 1766)

* Gartenrotschwanz, *Phoenicurus phoenicurus phoenicurus* (Linnaeus, 1758)
* Hausrotschwanz, *Phoenicurus ochruros gibraltariensis* (Gmelin, 1789)
* Nachtigall, *Luscinia megarhynchos megarhynchos* C. L. Brehm, 1831

Weißsterniges Blaukehlchen, *Luscinia svecica cyanecula* (Wolf, 1810)

* Rotkehlchen, *Erithacus rubecula rubecula* (Linnaeus, 1758)
* Wacholderdrossel, *Turdus pilaris* Linnaeus, 1758
* Misteldrossel, *Turdus viscivorus viscivorus* Linnaeus, 1758
* Singdrossel, *Turdus ericetorum philomelos* C. L. Brehm, 1831

Weindrossel, *Turdus musicus musicus* Linnaeus, 1758
Ringdrossel, *Turdus torquatus torquatus* Linnaeus, 1758

* Alpenringdrossel, *Turdus torquatus alpestris* (C. L. Brehm, 1831)
* Amsel, *Turdus merula merula* Linnaeus, 1758
* Feldschwirl, *Locustella naevia naevia* (Boddaert, 1783)
* Drosselrohrsänger, *Acrocephalus arundinaceus arundinaceus* (Linnaeus, 1758)
* Teichrohrsänger, *Acrocephalus scirpaceus scirpaceus* (Hermann, 1804)
* Sumpfrohrsänger, *Acrocephalus palustris* (Bechstein, 1798)

Schilfrohrsänger, *Acrocephalus schoenobaenus* (Linnaeus, 1758)

* Gelbspötter, *Hippolais icterina icterina* (Vieillot, 1817)
* Gartengrasmücke, *Sylvia borin* (Boddaert, 1783)
* Mönchsgrasmücke, *Sylvia atricapilla atricapilla* (Linnaeus, 1758)
* Dorngrasmücke, *Sylvia communis communis* Latham, 1787
* Zaungrasmücke, *Sylvia curruca curruca* (Linnaeus, 1758)
* Weidenlaubvogel, *Phylloscopus collybita collybita* (Vieillot, 1817)
* Fitislaubvogel, *Phylloscopus trochilus fitis* (Bechstein, 1793)
* Berglaubvogel, *Phylloscopus bonelli bonelli* (Vieillot, 1819)
* Waldlaubvogel, *Phylloscopus sibilatrix* (Bechstein, 1793)
* Wintergoldhähnchen, *Regulus regulus regulus* (Linnaeus, 1758)
* Sommergoldhähnchen, *Regulus ignicapillus ignicapillus* (Temminck, 1820)
* Grauer Fliegenfänger, *Muscicapa striata striata* (Pallas, 1764)

Trauerfliegenfänger, *Muscicapa hypoleuca hypoleuca* (Pallas, 1764)

* Alpenbraunelle, *Prunella collaris collaris* (Scopoli, 1769)
* Heckenbraunelle, *Prunella modularis modularis* (Linnaeus, 1758)

Wiesenpieper, *Anthus pratensis* (Linnaeus, 1758)

* Baumpieper, *Anthus trivialis trivialis* (Linnaeus, 1758)
* Wasserpieper, *Anthus spinoletta spinoletta* (Linnaeus, 1758)

Schafstelze, *Motacilla flava flava* Linnaeus, 1758
* Bergbachstelze, *Motacilla cinerea cinerea* Tunstall, 1771
* Weisse Bachstelze, *Motacilla alba alba* Linnaeus, 1758
* Raubwürger, *Lanius excubitor galliae* Kleinschmidt, 1917
* Rotkopfwürger, *Lanius senator senator* Linnaeus, 1758
* Rotrückenwürger, *Lanius collurio collurio* Linnaeus, 1758
* Star, *Sturnus vulgaris vulgaris* Linnaeus, 1758
* Haussperling, *Passer domesticus domesticus* (Linnaeus, 1758)
* Feldsperling, *Passer montanus montanus* (Linnaeus, 1758)
* Schneefink, *Montifringilla nivalis nivalis* (Linnaeus, 1766)
* Buchfink, *Fringilla coelebs coelebs* Linnaeus, 1758
Bergfink, *Fringilla montifringilla* Linnaeus, 1758
* Kirschkernbeisser, *Coccothraustes coccothraustes coccothraustes* (Linnaeus, 1758)
* Grünling, *Chloris chloris chloris* (Linnaeus, 1758)
* Stieglitz, *Carduelis carduelis carduelis* (Linnaeus, 1758)
* Erlenzeisig, *Carduelis spinus* (Linnaeus, 1758)
Bluthänfling, *Carduelis cannabina cannabina* (Linnaeus, 1758)
Berghänfling, *Carduelis flavirostris flavirostris* (Linnaeus, 1758)
* Alpenbirkenzeisig, *Carduelis flammea cabaret* (P. L. S. Müller, 1776)
Nordischer Birkenzeisig, *Carduelis flammea flammea* (Linnaeus, 1758)
* Zitronenzeisig, *Carduelis citrinella citrinella* (Pallas, 1764)
* Girlitz, *Serinus canaria serinus* (Linnaeus, 1766)
* Gimpel, *Pyrrhula pyrrhula germanica* Brehm, 1831
* Fichtenkreuzschnabel, *Loxia curvirostra curvirostra* Linnaeus, 1758
Grauammer, *Emberiza calandra calandra* Linnaeus, 1758
* Goldammer, *Emberiza citrinella citrinella* Linnaeus, 1758
* Gartenammer, *Emberiza hortulana* Linnaeus, 1758
Zippammer, *Emberiza cia cia* Linnaeus, 1766
* Rohrammer, *Emberiza schoeniclus schoeniclus* (Linnaeus, 1758)

LITERATUR

Bauer, K., und Rokitansky, G. (1951): *Die Vögel Österreichs.* Neusiedl.
Baumann, F. (1943): *Die Vögel der Schweiz.* Bern.
Corti, U. A. (1928): *Fauna Avium Helvetica.* Bern (Nachträge 1 und 2).
– (1945): *Die Vögel des Kantons Tessin.* Bellinzona.
– (1946): *Führer durch die Vogelwelt Graubündens.* Chur.
– (1950): *Die Vogelwelt der schweizerischen Nordalpenzone.* Chur.
Eisentraut, E. (1950): *Vogelleben am Untersee.* Columba.
Fach, W. (1938): *Landeskunde des Fürstentums Liechtenstein.* Dornbirn.
Ganss, W. (1953): *Der Alpenmauerläufer.* Bergheimat, Vaduz.
Lienert, L. (1952): *Kleinode im Ried.* Bergheimat, Vaduz.
Niethammer, G. (1937–1943): *Handbuch der deutschen Vogelkunde.* Berlin.
Noll, H. (1942): *Schweizer Vogelleben,* Band 1 und 2. Basel.
Studer, Th.,und v. Burg, G. (1916): *Verzeichnis der schweizerischen Vögel und ihrer Verbreitungsgebiete.* Bern.
Walde, K., und Neugebauer, H. (1936): *Tiroler Vogelbuch.* Innsbruck.

Some Isolated Bird-Populations and their Possible Origin

Bernt Løppenthin
University Library, Copenhagen

Species of animals living in limited areas and absent from large adjacent areas are often discussed. Sometimes such occurrences are explained as relicts without respect to the question of ecological differences between the district where the population concerned actually lives and the surrounding land where the species is lacking. This interpretation may be accepted, when forms with a slight capacity of dispersal are dealt with, but only if it is possible to exclude passive transportation by water or wind, man or animals. The dispersal capacity of birds, however, is very considerable. If a locality changes its physical character, its flora and fauna will change too. If a lake or a moor is dried up, aquatic plants, invertebrates which are dependent on water, fishes and amphibians will become extinct in that place; but its stock of water-fowl will not be killed outright by the draining. Sooner or later the birds will take to their wings in search of a suitable terrain, where they will settle and breed if there is sufficient room.

Now and then birds in vast numbers invade foreign countries. They may mix with previously existing populations of their own species; and if they invade an area where they find a freee ecological niche suiting their habits they may form a new stock. Such populations may be found far from the point of origin; and if the species concerned does not occur in the surrounding countries, such isolated stocks may strikingly resemble relicts without being so. By a relict I mean a restricted but vigorous population which is separated from the main territory of the species concerned by a more or less extensive area where the species was previously generally distributed but no longer occurs on account of changed ecological conditions. Typical relict occurrences in Europe are the populations of the Ptarmigan (*Lagopus mutus*) in the Pyrenees and the Alps; but I am not convinced that all northern birds breeding in Central-European countries are relicts, especially in the case of migratory birds. The occurrence of the Dotterel (*Eudromias morinellus*) in the Carpathian mountains, for example, may certainly be due to colonization in comparatively recent times.

I shall now mention four populations of birds, established in this century, which have especially interested Danish ornithologists.

The breeding population of the Fieldfare (*Turdus pilaris*) in Greenland is a beautiful example of occurrences which we know have arisen from an invasion. A big flock of Fieldfares was certainly blown to Greenland, probably from Norway, on the 19th to 20th January, 1937 (Salomonsen, 1951, p. 519). Late in that month the birds reached Southwest-Greenland, where the species is now resident. It is possible that the general amelioration of the climate has made the conditions of living more favourable to the Fieldfares in Greenland; but the invasion itself was actually due to a mere accident,

whereby a considerable number of individuals were carried to a new country where they were able to thrive. Without a knowledge of the history of this stock, one would possibly have suspected it to be a relict; but we know that it is a result of a recent spread.

Denmark has a stock of fifty to one hundred pairs of the Little Gull (*Larus minutus*). In the 19th century this species was a rare straggler to Denmark; in 1905 it pushed forwards to the west and reached that country. Some pairs settled in a lagoon in southern Lolland, now dried up; but the greater part proceeded to western Jutland (Christensen, 1905, p. 245), where they found a suitable breeding place. Probably the invasion was stopped by the North Sea. The Little Gull still breeds in Jutland. The colonies often move, but two breeding grounds are known, both about 500 km from the Swedish breeding places and a little less from the Dutch one (Ijzendoorn, 1950, p. 54), which, however, was occupied about 35 years after the invasion to Denmark.

The Red-crested Pochard (*Netta rufina*) settled on the island of Fehmarn in 1920 (Niethammer, 1938, p. 466), several hundred kilometres from the breeding places in Central Europe. In 1940 this population spread to the Danish island of Lolland (Petersen, 1942, p. 1), where now about 25 pairs breed.

In 1941 eleven pairs of Kittiwakes (*Rissa tridactyla*) settled on one of the islets Hirsholmene in the northern Kattegat (Salomonsen, 1941, p. 159). At present about 300 pairs breed in this place, which is actually only a reef of boulders and gravel, less than 4 m above the sea level. The distances across the sea to the nearest colonies in Norway and the British Isles at the time of the invasion were more than 800 km.

It is possible to determine fairly exactly the time of the establishment of these four breeding communities. As to the populations of Fieldfares in Greenland as well as of Red-crested Pochards and Kittiwakes in Denmark, it is even possible to state almost the exact month in which the original invasion took place. The invasion of the Little Gull to Denmark can be determined to nearly the exact year.

The Nutcracker (*Nucifraga caryocatactes*) bred in Denmark in the 19th century. Evidence is available from the island of Bornholm from the period 1862–72. It is not known when this population was established; but it cannot be very old, because Bornholm as well as the other parts of Denmark has in recent times had only artificial coniferous woods. This limited population disappeared again; when is not known, but it was before 1900.

Some populations of Auks in the Baltic resemble relicts, which they certainly are not. Especially the Baltic Razorbill (*Alca torda torda*) has been taken for a relict from Late Glacial Time, when the Baltic, or the Yoldia Sea as it is called in respect of this period, was connected with the Ocean through a sound situated where the big lakes of Middle Sweden are at present. The Baltic Guillemot (*Uria aalge intermedia*) has been considered a relict from this time too; but in recent years suppositions about later immigration of this form have been expressed (Spärck, 1940, p. 72). There is no evidence indicating that these Auks have lived and bred in the Ancylus Sea, i.e. the Baltic from about 7,000 to about 5,000 B.C., when this water was a huge fresh-water or nearly fresh-water lake. During this period, the Boreal Time, the Scandinavian Peninsula had a broad land-connection, over the present Danish area, with the Central European mainland. In the subsequent Atlantic Time the Danish Islands were formed. Then, or in the following Sub-

boreal Time, the Auks were able to invade the Baltic through the Danish waters and round Scania. In the Sub-boreal Time they lived round Gotland; this is proved by the bone-deposits of Stora Karlsö (Rydh, 1931, p. 104–105).

In Gotland there is an isolated population of the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*), living side by side with Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). This occurrence has been sonsidered a relict from the warm Postglacial Time (Ekman, 1922, p. 144), probably from the Atlantic Time. I am inclined, however, to believe that a positive result of a much later invasion is concerned; perhaps it did not take place till the beginning of the 19th century. Linné (1745, p. 161–302) made a journey to Gotland from June 22nd to July 25th, 1741; but he did not then mention the Collared Flycatcher at all, nor in the different editions of his Systema Naturae. He may have failed to detect this bird; but I do not think so, if it was common in Gotland at that time. Actually it does not seem to appear in the Swedish literature till the middle of the 19th century (e.g. Nilsson, 1858, p. 274).

The recent distribution of the Gull-billed Tern (*Gelochelidon nilotica*) in Denmark may arouse the suspicion that it is a relict from Atlantic Time (Spärck, 1940, p. 72; Loppenthin, 1941, p. 62). Later considerations, however, have made me doubt that this is right. The ecological conditions would certainly not have suited this species till three or four millenia after the termination of the Atlantic Time. From about 5,000 B.C. Denmark was covered with continuous deciduous woods, of which the oak was the predominant tree. Two or three thousand years later man began to burn down the woods to effect a primitive agriculture; but real extermination of the woods scarcely took place before the iron-age or about 500 years B.C., and vast spaces of open land probably did not exist till 1,000 or perhaps 1,500 years later. No evidence in the form of bones is available to indicate that the Gull-billed Tern lived in Denmark in Prehistoric Time. Perhaps it did not live in Europe at all, as neither Bell (1915) nor Lambrecht (1933) mention this species from their extensive palaeornithological material. At present Denmark harbours about 500 pairs of Gull-billed Terns, breeding in seven or eight different places. No other country in northern Europe has a population of this species worth mentioning: I set aside those very few pairs known to have bred on the German and Dutch North-Sea-coast and in England. The nearest considerable colonies of Gull-billed Terns are as far away as in southern Spain, southern France and the Danubian countries. It is not known when the invasion of Gull-billed Terns into Denmark took place. The species was unknown in that country till 1819 (Teilmann, 1823, p. 154); but it certainly occured much earlier. During their stay in Denmark the Gull-billed Terns feed exclusively on land-animals, from mice and frogs to dor-beetles and owlet-moths (Andersen, 1945, p. 198). They require extensive open hunting-grounds. Perhaps the birds were able to immigrate about 1,000 years A.D.

Lastly, I shall mention a common Danish resident bird, the Nuthatch (*Sitta europaea*), which lives in isolated populations in the Danish islands. The birds of western Denmark (Jutland and Funen) are brown-bellied like the British birds. In Sweden they are white-bellied; in the islands between the Sound and the Great Belt they are intermediate. It has been estimated (Stresemann, 1919, p. 143) that the white-bellied Nuthatches in Boreal Time went from Finland to Sweden and then proceeded to the country which was later

on transformed into the Danish islands; here they are claimed to have hybridized with south-western, brownbellied immigrants. This view was contradicted by Løppenthin (1932, p. 182–183); but recently it was supported by Voous and van Marle (1953, p. 14–16). I must, however, insist that the Nuthatch has immigrated into Scandinavia from the South and only from the South, by the same route as the oak and nearly at the same time as this tree. The Nuthatch followed the oak on its way to the North, and at present the northern limits of the Nuthatch and the oak-wood in Sweden and Norway are almost identical. If the Nuthatch in Boreal Time had reached southern Sweden from the East, the immigrants would have had to cross the Ancylus Sea, which was 300 to 500 km wide (cp. Munthe, 1940, pl. 11, etc.; Zeuner, 1952, p. 52). Such a distance over water the Nuthatches, which are poor fliers, would scarcely have been able to cross; and the climate in Lapland would not have allowed these birds to immigrate round the northern part of the Gulf of Bothnia. Most likely the immigration took place 7,000 to 8,000 years ago. Brown-bellied and white-bellied Nuthatches may have met somewhere on the European mainland. The former reached western Denmark, the latter proceeded to Sweden. The intermediate birds took possession of the country from which the Danish islands were formed some 6,000 years ago; they are now isolated in the different islands. It is worth mentioning that the Danish populations of Nuthatches show less individual variation than the populations of correspondingly coloured birds on the European mainland, where no open water forms natural boundaries.

My intention in deeling with this series of examples of more or less limited populations of birds is to call attention to the necessity of taking ecological considerations into account, if the student is concerned with their origin. Investigations in museums and of recent maps may be indicative, but give no evidence. Geological maps and palaeontological investigations, and perhaps general historical data, are useful and necessary when studying the routes and the time of the invasion of a species into a country.

REFERENCES

Andersen, J. (1945): *The Food of the Gull-billed Tern* (*Gelochelidon nilotica* [Gm.]). Dansk Orn. Foren. Tidsskr. *39:* 198–205. (Danish with English summary.)

Bell, A. (1915): *Pleistocene and Later Bird Fauna of Great Britain and Ireland.* The Zoologist [4] *19:* 401–412.

Christensen, R. (1905): *Dvergmaagen* (*Larus minutus*) *som Ynglefugl paa Klægbanken i Ringkjøbing Fjord.* Vidensk. Meddelelser naturh. Foren. København *57:* 245–249.

Ekman, S. (1922): *Djurvärldens utbredningshistoria på skandinaviska halvön.* Stockholm.

Ijzendoorn, A. L. J. van (1950): *The Breeding-Birds of the Netherlands.* Leiden.

Lambrecht, K. (1933): *Handbuch der Paläornithologie.* Berlin.

Linné, K. (1745): *Öländska och gothländska resa ... förrättad år* 1741. Stockholm och Upsala.

Loppenthin, B. (1932): *Die Farbenvariation der europäischen Baumkleiber ...* Vidensk. Meddelelser naturh. Foren. København 92: 147–186.

– (1941): *Fuglefaunaen paa Knotten, Læsö, 1940.* Dansk Orn. Foren. Tidsskr. *35:* 62–66.

Munthe, H. (1940): *On the Late-quaternary Development and the Stone Age Settlement of North Europe, Primarily the Baltic.* Kungl. Svenska Vetensk.-akad. handl. [3] *19*, No. 1. (Swedish.)

Niethammer, G. (1938) *Handbuch der Deutschen Vogelkunde*, 2. Leipzig.

Nilsson, S. (1858): *Skandinavisk fauna, foglarna*, 1. 3rd ed., Lund.

PETERSEN, E. (1949): *Die Kolbenente (Netta rufina). Neuer Brutvogel in Dänemark.* Danske Fugle *5*: 1–5. (Danish with German summary.)

RYDH, H. (1931): *Stora Karlsö under forntiden.* Stockholm.

SALOMONSEN, F. (1941): *The Kittiwake (Rissa tridactyla* [L.]) *Breeding in Denmark.* Dansk Orn. Foren. Tidsskr. *35*: 159–179. (Danish with English summary.)

– (1951): *The Immigration and Breeding of the Fieldfare (Turdus pilaris* L.) *in Greenland.* Proc. 10th Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 515–526.

SPÄRCK, R. (1940): *Den danske dyreverden, dyregeografisk og indvandringshistorisk belyst.* Festskrift, udg. Københavns Universitet i Anledning af Hans Majestæt Kong Christian X's 70 Aars Fødselsdag d. 26. September 1940. (A new edition, slightly changed: København 1942.)

STRESEMANN, E. (1919): *Sitta europaea homeyeri: eine reine Rasse oder eine Mischrasse?* Verh. Orn. Ges. Bayern *14*: 139–147.

TEILMANN, CH. (1823): *Forsøg til en Beskrivelse af Danmarks og Islands Fugle...* Ribe.

VOOUS, K. H., and MARLE, J. G. VAN (1953): *The Distributional History of the Nuthatch, Sitta europaea* L. Ardea *41*, extra no.: 1–68.

ZEUNER, F. E. (1952): *Dating the Past.* 3rd ed., London.

Origin of the Bird Fauna of Pantepui

Ernst Mayr and William H. Phelps, Jr.

Museum of Comparative Zoology, Harvard University,
The American Museum of Natural History, New York,
and Colección Phelps, Caracas

A number of isolated table mountains in southern Venezuela and adjacent districts of Brazil and the Guianas may be referred to by the collective name "Pantepui". These mountains, including Roraima and Duida, are the home of a peculiar fauna and flora. The 93 species of birds which can be considered the subtropical elements of Pantepui include 30 endemic species, two of which are placed in (not very distinct) endemic genera.

Pantepui is isolated from other mountain areas by the lowlands of the Orinoco and its tributaries in the north and northwest, and by the vast Amazonian lowlands in the southwest and south. The question thus arises: How did the upland fauna get to Pantepui and where did it come from? Four theories have been proposed by Chapman, Tate and others, in answer to this question.

(1) *The fauna of Pantepui is a relic of a once widespread fauna of a formerly existing plateau.*

As proof is cited the fact that most (22 of 30) of the endemic species are widespread in Pantepui. It is evident, however, that ecological reasons must be accountable for this, since the geological facts oppose the existence of such a plateau during the comparatively recent period since which these endemic species have existed. The sandstones of Pantepui are at least as old as Triassic, and much of the erosion must already have taken place during the Mesozoic. The plateau fauna theory is very improbable, even for the old endemics.

(2) *The subtropical fauna of Pantepui was able to cross the surrounding lowlands while these had a subtropical climate during the cool periods of the Pleistocene.*

This theory is based on the assumption that the ecological tolerance of birds is too narrow to permit mountain birds to cross lowlands unless the latter have a cool climate. That this assumption is erroneous is demonstrated by much geographical variation in the preference for climatic and altitudinal zones shown in many species of birds. Also, to produce a "subtropical" climate in the tropical lowlands of South America, a drop in temperature of 10°C would be required, while the available evidence indicates that in this area the temperature did not drop by more than 3°C even at the height of the cold periods of the Pleistocene. Finally, the fauna of Pantepui is by far too heterogeneous to have originated in a few Pleistocene invasions. This theory is thus unlikely if better alternatives are available.

(3) *The Pantepui fauna, or parts of it, originated from lowland elements through shift of ecological preference.*

This is undoubtedly correct. Among the endemic species, 16 (53%) have the neares relative in the tropical zone and the relationship is very close in many cases. Twenty six of the non-endemic species (41%) are essentially tropical species even though they have subtropical populations on Pantepui. It is thus correct to state that an important portion (about 45%) of the Pantepui fauna is derived from the tropics. – What about the remaining 55%?

(4) *The subtropical fauna of Pantepui, or parts of it, is derived from other subtropical regions by "hopping" across the intervening lowlands.*

This theory, the plausibility of which was categorically denied by CHAPMAN in 1931, has gained much support from recent investigations of the colonization of oceanic islands. Records are now available for many colonization flights of small birds covering distances of 2000 km and even more than 3000 km. A flight of merely 500 km required to reach Pantepui (Paraque) from the Andes is no serious obstacle for many species. It is now evident that the Pantepui element not derived from the tropics reached the area by such "hopping".

Conclusions

(a) The bird fauna of Pantepui consists almost equally of two elements, one derived from the adjacent tropical lowlands, and one received from distant mountain ranges by "hopping". Both classes are found among the recent and the old elements.

(b) Many species are able to colonize suitable territories by crossing large areas of unsuitable terrain. Many species are much less constant ecologically throughout their range than is generally assumed.

(c) The reason for the development of the Pantepui fauna is mainly ecological. Pantepui offers a specially favorable habitat to subtropical species able to jump across the lowland barrier, to tropical species able to enter the only sparsely settled upper tropical subtropical niche, and to certain ecological specialists such as cliff dwellers.

(d) The colonization of Pantepui has been a continuous process, although presumably more active during some periods than during others.

(e) The continuous colonization by new elements is counterbalanced by a continuous process of extinction.

A more detailed analysis of this topic will be published in the Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.

The Bird-Geography of Europe in the Last Glaciation

Reginald E. Moreau

Edward Grey Institute, Department of Zoological Field Studies, Oxford

The manner in which the distribution of birds was affected by the glaciations is of fundamental interest to several aspects of European ornithology. Recent geological work, especially on the palaeobotanical side, has now made it possible to provide a useful outline of the conditions at the height of the Last Glaciation, some 70,000 years ago (Zeuner, 1952). A firm basis for discussion is provided by the vegetation maps of Büdel (1951) and Frenzel and Troll (1952). These are in good general agreement and are preferable to that of Bertsch (1949) – see discussion in Moreau (1955).

The map in Figure 1 combines the features of both the latest vegetation maps, with one important exception. In deference to the opinion of Zeuner, scattered trees and bushes are extended north through western France between the Pyrenees and the Loire. It will be seen that on land the ice-cap extended south to South Wales and Central Germany, where it was separated by only some 400 km from the mass of ice covering the Alps. Figure 1 indicates also the changes in coastline consequent on the flooding of the Caspian, and on the lowering of the level of the oceans as a result of the locking-up of water in the ice-caps. It will be noted that the most important effects of this are round the British Isles and in the Adriatic. Finally, the map shows the probable extension of the sea-ice in the northeastern Atlantic (following Manley, 1951).

Southwards from the edge of the main ice-cap, tundra and the grassy loess-tundra, both devoid of trees, extended south to the valley of the Loire, the Alps and the Carpathians. This tundra had a severe climate. It was dominated by cold northerly winds, dry and dusty, which kept the mean temperature of the warmest month, July, down to about 10° C. The grassy loess-tundra was, however, diversified in summer by streams and swamps from the melt-water, with no doubt some bushy growth on their banks.

Wooded country, of whatever type, was practically confined, therefore, to a strip across Central Russia, where the tundra contained patches of coniferous trees and birches ("taiga"), to an area of similar growth in the Carpathians, and to the Balkan, Iberian and Italian peninsulas. The woodland was of the taiga type, everywhere except in the most favoured parts of the Mediterranean peninsulas. Only there did broad-leaved woodland survive. As for Mediterranean vegetation, there is no evidence that it persisted anywhere in Europe, though it may have done so on a few warm slopes and cliffs in the extreme south.

The distribution of the main habitat-types outlined above establishes incontrovertible limitations for the ranges of various types of birds. For example, it is certain that hardly any arboreal birds can have existed north of the Pyrenees and the Alps. Inevitably, it is more difficult to draw conclusions about individual species. As discussed elsewhere, the

available fossils are of comparatively little help, mainly because so few of the deposits containing them can be dated with the necessary stratigraphic exactness. We cannot as a rule be certain which stage of a climatic phase they relate to: and unless they can be dated

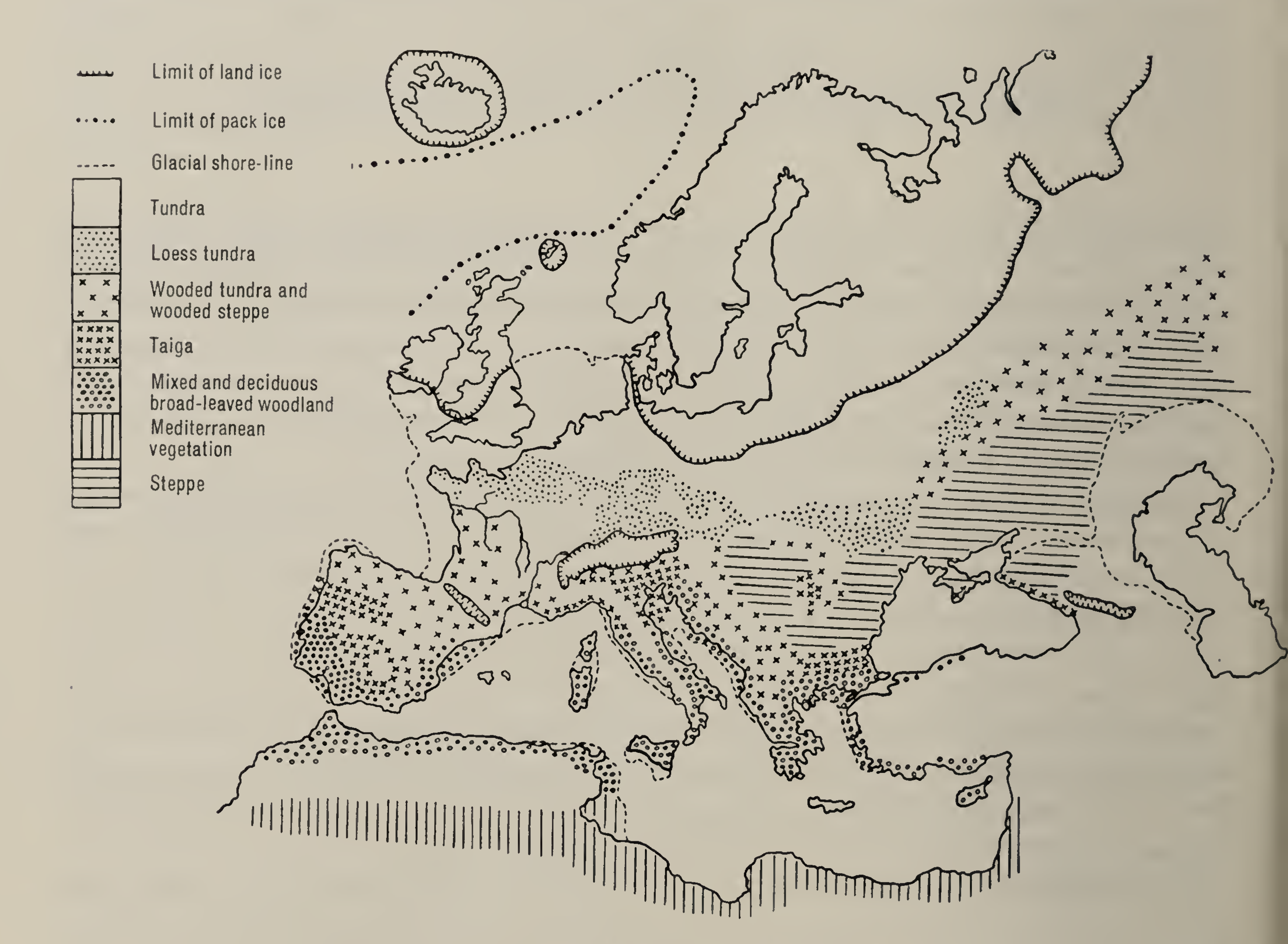


Figure 1.–Europe at the height of the Last Glaciation.

to the glacial extreme they are useless for the present purpose. Nevertheless, certain conclusions can permissibly be drawn, especially by making the reasonable assumption that as a rule the preferences of individual species for certain types of (natural) habitat have remained constant.

The Birds of the Grassy Loess-Tundra

It is known from the fossils that a rich mammal fauna existed in the loess-tundra right across Europe to what is now the North Sea and that it included species now confined to the steppes of Southeast Russia and Central Asia (cf. lists in ZEUNER, 1945). There is every reason to suppose that the bird fauna was correspondingly rich and of similar affinities. On the basis of habitat preferences it is then easy to draw up a list of fifty or sixty species living in Europe at the present day that might be expected to occupy this belt of

loess-tundra and cold steppe. Such a list derives confirmation from the records of fossil birds from near Brunswick in Schmidt *et al.* (1912), though the names of the species there given present certain difficulties. If the eastern affinities of the birds in this loess-tundra of Western Europe were as strong as those of the mammals, then the most likely species to be added to those we now associate with treeless areas in Northwestern Europe are *Charadrius mongolus*, *C. asiaticus*, *Chettusia gregaria*, *Anthropoïdes virgo*, and *Circus macrourus*. A *Podoces* might also well have occurred.

A few species today characteristic of mountain tundra, *Montifringilla nivalis*, *Pyrrhocorax graculus*, and *Anthus spinoletta*, would during the glaciation have had far more extensive areas available to them, including some lowlands, than they have now.

The Birds of the Taiga (Coniferous Forest)

Today, as before the Last Glaciation, the taiga bird-community extends across the whole of northern Europe (and Asia). At the height of the Last Glaciation it was practically confined to the Mediterranean basin, to an area less than a third that of the present. Moreover, the taiga of the Iberian peninsula was isolated from the other areas, except at most for a narrow strip along the coast of Mediterranean France into Italy. Restriction of range on this scale involves severe selection and elimination of bird species.

The Birds of Deciduous Broad-Leaved Woodland

Species to which woodland of this type is essential suffered most severe restriction in Europe. They were confined to the most genial parts of the three European peninsulas – to a total area of about one-tenth of that available to them before the Last Glaciation and at the most favourable stage since. Species especially likely to have been affected are *Pernis apivorus*, *Strix aluco*, *Dendrocopos medius*, *Picus viridis*, *O. oriolus*, *Parus palustris*, *P. cyanus*, *Sitta europaea*, *Luscinia* spp., *Hippolais icterina*, *Sylvia atricapilla*, *S. communis*, *Phylloscopus sibilatrix*, *Muscicapa parva*, and *C. coccothraustes*.

"Mediterranean" and other Southern Species

This group includes many species that are unlikely to have been able to survive anywhere in Europe at the height of the Glaciation. They include *Neophron percnopterus**, *Hieraaëtus fasciatus**, *Elanus caeruleus**, *Glareola pratincola*, *G. nordmanni*, *Pterocles orientalis*, *P. alchata*, *Clamator glandarius**, *Merops apiaster*, *Apus murinus*, *Galerida theklae*, *Hirundo daurica*, *Oenanthe hispanica*, *O. leucomela*, *O. leucura*, *Cettia cetti*, *Lusciniola melanopogon*, *Hippolais pallida*, *Sylvia rüppelli*, *S. melanocephala*, *S. cantillans*, *S. conspicillata*, *S. sarda*, *Agrobates* (*Erythropygia*) *galactotes**, *Cisticola juncidis*, and perhaps *Cyanopica cyanus*.

Some of these, marked *, are at least as much African or tropical as European, and the loss of their European breeding-grounds would have been of correspondingly little importance to them; but the ranges of others, especially the small passerines, would depend on the extent, still problematical, to which Mediterranean vegetation extended into the northern edge of the reduced Saharan desert belt.

Marine Birds

Under glacial conditions the Atlantic coasts of Spain and Portugal, now so poor in sea-birds, should have been as capable of supporting sea-bird colonies as good as any in the North Atlantic today, and the Mediterranean should have been a much better breeding area than it is now. On the whole the glacial conditions would probably have meant for the sea-birds merely a general shift of breeding-grounds southwards, without the severe compression imposed on most land-birds. From this generalization some far-northern, circumpolar species, *Pagophila eburnea*, *Larus hyperboreus*, *Xema sabini*, *Plautus alle* and *Uria lomvia* must be excepted. Owing to the way the coast-lines run, these species are unlikely to have found full compensation for the loss of their circumpolar breeding-grounds.

Migration

The effect of the glaciation on the migration of European birds was complicated and is discussed elsewhere. The main points are that only a small fraction of Europe, little more than the lower ground in the Mediterranean basin, could have served as winter-quarters. By far the greater part of the peninsulas was filled with mountain tundra or taiga; and the comparatively warm open country and eroded hillsides, so prevalent today, were absent. Consequently a larger proportion of the breeding birds of Europe must have left and crossed the Mediterranean to Africa then than now; but since so much of Europe was uninhabitable by birds the total number reaching Africa in winter may have been no larger than the present. For water-birds conditions must have been far better on the shores of the Mediterranean, so much damper during the Glaciation, than they are now; but on the other hand the Black Sea and the Caspian, being almost fresh, would have been more ice-bound and inhospitable.

*

In conclusion it may be noted that the vegetational picture of Europe at the height of the glaciation does not accord with the view that there were two "refuges", a south-eastern and southwestern. Those species of open country which could stand a cool summer and thereafter migrate had an east-and-west breeding range across Europe. Birds of coniferous forest (taiga) were practically limited to the three Mediterranean peninsulas, and a strip across Central Russia. Birds of deciduous broad-leafed woodland were confined to a part only of the three peninsulas.

SUMMARY

Thanks especially to the work of German palaeobotanists and geographers, the location of the main vegetation types in Europe at the height of the Last Glaciation can be regarded as firmly established. It follows that the birds of the respective biotopes were correspondingly distributed in Europe. Thus, birds of open country occupied the belt of steppe and loess-tundra that extended from the Caspian Sea to Britain. Birds of the taiga forest were almost entirely confined to Iberia, Italy, the Balkans and a

strip across Central Russia, where the tundra-steppe was dotted with groves of conifers and birches. Birds needing broad-leaved woods could have existed only in parts of the three Mediterranean peninsulas – one tenth of their geographical range both before and after the Last Glaciation. Mediterranean species of birds can hardly have survived in Europe at all.

ZUSAMMENFASSUNG

Besonders dank der Untersuchungen deutscher Paläobotaniker und Geographen darf jetzt die Verbreitung der wichtigsten Vegetationstypen während des Höchststandes der letzten Eiszeit in Europa als sicher begründet angesehen werden. Daraus lässt sich nun das Verbreitungsbild der die entsprechenden Biotope bewohnenden Vögel ableiten. Die Vögel waldloser Gebiete besetzten somit den Steppen- und Lösstundragürtel vom Kaspischen Meer bis England, während die Taigavögel fast ganz auf die Iberische Halbinsel, Italien, den Balkan und auf einen Streifen quer durch Mittelrussland, wo die Steppentundra zerstreute Nadelholz- und Birkenwäldchen aufwies, beschränkt waren. Die auf Laubgehölze angewiesenen Vögel konnten nur in bestimmten Teilen der drei Mittelmeerhalbinseln existieren, wo ihnen damals nur ein Zehntel ihres vor und nach der Eiszeit bewohnten Lebensraumes zur Verfügung stand. Dass die typisch mediterranen Vogelarten die Eiszeit irgendwo in Europa überleben konnten, ist kaum anzunehmen.

REFERENCES

Bertsch, K. (1949): *Geschichte des deutschen Waldes.* 2nd ed., Jena.

Büdel, J. (1951): *Die Klimazonen des Eiszeitalters.* Eiszeitalter u. Gegenwart (Öhringen) *1:* 16–26.

Frenzel, B., and Troll, C. (1952): *Die Vegetationszonen des nördlichen Eurasiens während der letzten Eiszeit.* Eiszeitalter u. Gegenwart *2:* 154–167.

Manley, G. (1951): *The Range of Variation of the British Climate.* Geogr. J. *117:* 43–68.

Moreau, R. E. (1954): *The Main vicissitudes of the European Avifauna since the Pliocene.* Ibis *96:* 411–431.

– (1955): *Ecological Changes in the Palaearctic Region since the Pliocene.* Proc. Zool. Soc. London *125* (1): 253–295.

Schmidt, R. R., Koken, E., and Schliz, A. (1912): *Die diluviale Vorzeit Deutschlands.* Stuttgart.

Zeuner, F. E. (1952): *Dating the Past.* 3rd ed., London.

Origin and Evolution of the Canarian Avifauna

Helge Volsøe

Zoological Museum, Copenhagen

When trying to reconstruct the history of the Canarian bird fauna we are on very insecure ground. There are no palaeontological records and very little sure knowledge exists about prehistoric climatic changes. A little, however, may be gathered from the study of the composition of the plant associations; and furthermore it seems probable that the climate followed, in their main features at least, the climatic fluctuations in North Africa, which are at least partly known.

As regards the first point the botanists tell us that the oldest element in the Canarian flora is found in the evergreen, broad-leaved woods. These woods consist of trees which were in part widely spread during the Miocene period, but which are now endemic to the Canary Islands and Madeira, and partly also to the Azores. A number of highly endemic invertebrates are closely associated with these woods, and these invertebrates are considered by specialists to be relicts from the Tertiary which managed to survive the climatic changes during the Glacial period and afterwards. Among the birds only two species, the two peculiar Laurel Pigeons (*Columba trocaz* and *junoniae*) are so firmly attached to the evergreen woods that they may, with some probability, be considered as Tertiary relicts. One of these Pigeons is a species endemic to the Canary Islands; the other species is also found, as a distinct subspecies, in Madeira.

The pine forests, composed of the endemic *Pinus canariensis*, form another old element in the Canarian flora. Two birds are firmly attached to these pine forests: one, the peculiar endemic Blue Chaffinch, *Fringilla teydea*, is probably as old as the woods, i.e. probably pre-glacial; the other, the Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*), represented by two endemic subspecies, was considered by Voous (1947) to be a survivor from the second Interglacial period.

During the Glacial periods, which were probably represented by pluvial periods in the Canaries as in North Africa, the greater part of the islands was wooded, with broad-leaved, evergreen forests at the lower altitudes and pine forests at the higher levels. The island of Tenerife, which reaches an altitude of nearly 4000 m, may have had an alpine zone, inhabited by the third endemic species, the Pipit *Anthus berthelotii*. This bird is now widely spread in all the Canary Islands and Madeira, but since it is restricted to open country, it is difficult to see where else it could have found a suitable habitat during the pluvial periods. Even now it is the bird which reaches the highest level in the mountains of Tenerife.

The forests of the Glacial periods sustained a bird fauna consisting partly of the above mentioned survivors from the Pliocene, partly of forest birds from North and Central Europe, since the islands formed part of the southwestern refuge in which these birds

survived the Glacial periods. With the postglacial drier climate the woods gradually retreated to the mountain slopes and we got a dry, semidesert lower zone. The reduction of the woods has continued to the present day, since the Spanish conquest mainly due to the activity of man, so that now only isolated patches of wood occur. With the reduction of the woods the greater part of the forest birds probably disappeared. Among the survivors may be mentioned the Chaffinch (*Fringilla coelebs*), the Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*), the Blackcap (*Sylvia atricapilla*), the Robin (*Erithacus rubecula*), the Blackbird (*Turdus merula*), the Blue Tit (*Parus caeruleus*), and the Sparrow Hawk (*Accipiter nisus*). Most of these species have become segregated into one or more island subspecies.

With the development of a lower, dry zone the islands were invaded first by birds belonging to the Mediterranean scrubzone. Among these may be mentioned the Sardinian Warbler (*Sylvia melanocephala*) and the Spectacled Warbler (*S. conspicillata*), the Rock Sparrow (*Petronia*). Later on this dry zone was colonized by North African desert and semidesert birds belonging partly to the Eremian faunal element, as for instance the Trumpeter Bullfinch (*Bucanetes githagineus*), the Stone-Curlew (*Burhinus oedicnemus*), the Sand-Grouse (*Pterocles orientalis*), the Bustard (*Chlamydotis*) and the Courser (*Cursorius*).

Finally, some birds in the Canaries are so closely associated with the cultivated areas that it is difficult to imagine how they could have found suitable habitats before the advent of man, unless they have completely changed their habits. Among these may be mentioned the Corn-Bunting (*Emberiza calandra*), the Hoopoe (*Upupa epops*), the Turtle-Dove (*Streptopelia turtur*), and the Quail (*Coturnix coturnix*). The first three of these cannot be separated even subspecifically from the mainland forms, which supports the opinion that they are recent immigrants. One bird belonging to this group, the Spanish Sparrow (*Passer hispaniolensis*) is in fact known to have invaded the islands within the last hundred years and is still spreading.

It is natural to compare the evolutionary history of the avifauna of the Canary Islands with that of other archipelagoes. I have chosen to make a comparison with three other island groups, the Azores, the Hawaiian Islands, and the Galapagos Islands. These four archipelagoes have many physiographical features in common: the number of islands and the size of the individual islands are of the same order of magnitude, the breadth of the channels between the islands varies within the same limits, and they were all built up primarily through volcanic activity which began probably about the Miocene period and has continued to the present day. They differ mainly in their distances from the nearest continent: the Canary Islands being only 100 km, the Galapagos 1000, the Azores more than 2000, and the Hawaiian Islands more than 3000 km from the mainland.

The differences between the four archipelagoes are at once striking when we compare the degree of endemicity among the land- and freshwater birds. This is shown in the following table, in which the figures for the Hawaiian Islands have been compiled from Amadon (1950) and those for the Galapagos forms from Swarth (1931).

It is seen that the two Pacific archipelagoes each have one endemic family, the Honeycreepers of Hawaii and Darwin's Finches in the Galapagos. Each of these families, which have been studied recently by Amadon (*l. c.*) and Lack (1947) respectively, probably originated from one common ancestor which through adaptive radiation evolved into a number of genera, species and subspecies. However, even apart from these two families

the number of endemic genera and species is higher in these two archipelagoes as compared with the two Atlantic groups, which have no endemic genera and only four endemic species in the Canary Islands and none (or perhaps one) in the Azores. Also the relative number of endemic forms is higher in the Pacific than in the Atlantic groups. To what can this difference be ascribed?

The most peculiar feature in the evolutionary history of the birds in the two Pacific groups is undoubtedly the occurrence of adaptive radiation in the two endemic families.

TABLE I

	Families		Genera		Species		Forms		No. of ancestral stocks
	total	% endemic	total	% endemic	total	% endemic	total	% endemic	
Hawaiian Islands	12	*8*	25	*60*	35	*86*	68	*99*	16
Hawaiian Islands ÷ Drepaniids	11	*0*	16	*38*	17	*71*	29	*96*	
Galapagos Islands	15	*7*	23	*26*	37	*73*	60	*92*	21
Galapagos Islands ÷ Geospizids	14	*0*	20	*15*	24	*58*	32	*84*	
Canary Islands	27	*0*	42	*0*	53	*10*	69	*62*	50
Azores	13	*0*	19	*0*	20	*0*	21[1]	*57*	20[1]

[1] 5 introduced.

The most important factors responsible for the development of adaptive radiation may be summarized as follows: (1) The islands must be sufficiently isolated from the mainland to impede too frequent invasions, so that the fauna remains poor in species; (2) the islands must be sufficiently isolated from each other to allow segregation into different island forms and yet close enough for accidental crossings to occur; (3) a variety of empty ecological niches must be available; (4) sufficient time must be available.

It was formerly the generally accepted view that the peculiarity of the avifauna of the two Pacific groups was due to their great age. Both AMADON and LACK believe, however, that the radiation of the Drepaniidae and the Geospizidae must be rather recent and must have been a comparatively rapid process. LACK ascribed the absence of local variation in other archipelagoes to the more frequent invasion of new species from the mainland. Even if an endemic group at one time evolved into something similar to Darwin's Finches, such peculiar forms would probably be eliminated later with the arrival of more efficient forms. For the Canary Islands the high number of ancestral forms, listed in the table, seems to corroborate this explanation. However, in spite of this the fauna is poor compared for instance with that of North Africa, and one cannot escape the impression that there are still many empty niches in the richly varied environment of the Canaries. For the Azores the number of ancestral forms in the present fauna is lower than in either of the two Pacific archipelagoes if we deduct the five species introduced by man. On the other hand, the avifauna of the Azores gives every impression of being

a very young one; it almost certainly immigrated from Europe after the Pleistocene. It is possible that great climatic changes during the Glacial period totally eliminated an original older fauna. So here the time factor may have been a decisive hindrance for adaptive radiation.

Thus in my opinion no simple explanation can be given of the absence of adaptive radiation in other archipelagoes than the Hawaiian and the Galapagos. Probably several factors, each insufficient in itself to impede radiation, have worked together.

I wish, however, to call attention to one more factor which I think has received too little attention: the species of ancestral bird which gave rise to adaptive evolution must possess certain qualities; it must be a generalized form and yet able to evolve in widely different directions. It may well be that the accidental absence in other archipelagoes of sufficiently plastic forms is the most important cause of the uniqueness of the Hawaiian Honeycreepers and of Darwin's Finches.

A more detailed discussion of the problems raised in this lecture will be given in a paper to be published in Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening, Copenhagen, vol. 117, 1955.

REFERENCES

AMADON, D. (1950): *The Hawaiian Honeycreepers (Aves, Drepaniidae).* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. *95:* 151–262.

LACK, D. (1947): *Darwin's Finches.* Cambridge.

SWARTH, H. S. (1931): *The Avifauna of the Galapagos Islands.* Occ. Pap. Calif. Acad. Sci. *18:* 1–299.

VOOUS, K. H. (1947): *On the History of the Distribution of the Genus Dendrocopos.* Limosa *20:* 1–142.

Origin of the Avifauna of Aruba, Curaçao, and Bonaire

Karel H. Voous

Zoological Museum Amsterdam

The islands of Aruba, Curaçao, and Bonaire, known as the Leeward Group of Netherlands Antilles, are situated off the north coast of South America. They form part of a chain of small islands extending from the Goajira Peninsula in the West to Trinidad in the East. Aruba, Curaçao, and Bonaire are very small islands, the total territory amounting to not more than 865 km^2. The passages of the Caribbean Sea separating the islands from Venezuela are narrow, the shortest distance between Aruba and the Paraguaná Peninsula being 27 km; the distances between Curaçao and Bonaire and the coast being a slightly larger, *viz.*, 64 and 87 km, respectively. The depths of these passages are, however, considerable: between Bonaire and the mainland depths have been loaded of up to 1,700 m and between Curaçao and the mainland of 1,350 m. Aruba is situated within the 200 m line and might eventually on this ground be considered to have once formed part of the South American continent. Present geological data, however, seem to indicate that all three islands have never been connected to the South American mainland in any geological period. Instead, they have remained oceanic islands from their very origin – through volcanic activity in Middle Cretaceous times – onwards.

Aruba, Curaçao, and Bonaire have an arid climate; consequently the vegetation ranges from stone deserts, through semi-deserts with giant cacti and thorny scrub to various types of xerophytic forest, mangroves and extensive, barren, saline mud flats.

The number of species of birds known at present from Aruba, Curaçao, and Bonaire is 126; only 44 of these having been recorded to breed. Among the breeding birds are species with various types of distributional areas, including cosmopolitans (*Tyto alba*), pan-Americans (*Falco sparverius*), North Americans (*Butorides virescens*), South Americans (*Zenaidura auriculata*), West Indians (*Columba squamosa*), and one species restricted to the arid Caribbean zone of South America (*Columba corensis*).

Only 35 (80%) of the known breeding birds of Aruba, Curaçao, and Bonaire also occur in Venezuela and 37 (84%) in Colombia. Seven species remain, which are unknown from continental South America, indicating that the avifauna of the islands is not a merely empoverished continental one, but in addition contains some Caribbean, or at all events northern, elements. These species are: *Butorides virescens*[1], *Charadrius alexandrinus*, *Sterna dougallii*, *Columba squamosa*, *Elaenia martinica*, *Margarops fuscatus*, *Vireo altiloquus*[1].

22 (50%) of the breeding birds are indistinguishable from the subspecies occurring on the mainland, indicating a close faunistical relationship of the islands to the opposite continent.

---

[1] Migrant races have been recorded from South America.

15 (34%) of the breeding birds are slightly distinct from those of the mainland. 4 species (9%) have developed into distinct insular races, *viz.*, *Aratinga pertinax*, *Tyto alba*, *Mimus gilvus*, *Zonotrichia capensis*. Their presence postulates a relatively long-lasted isolation of their populations and, consequently, a correspondingly high age of the islands.

Two species (4%) belong to West Indian, rather than to South American subspecies

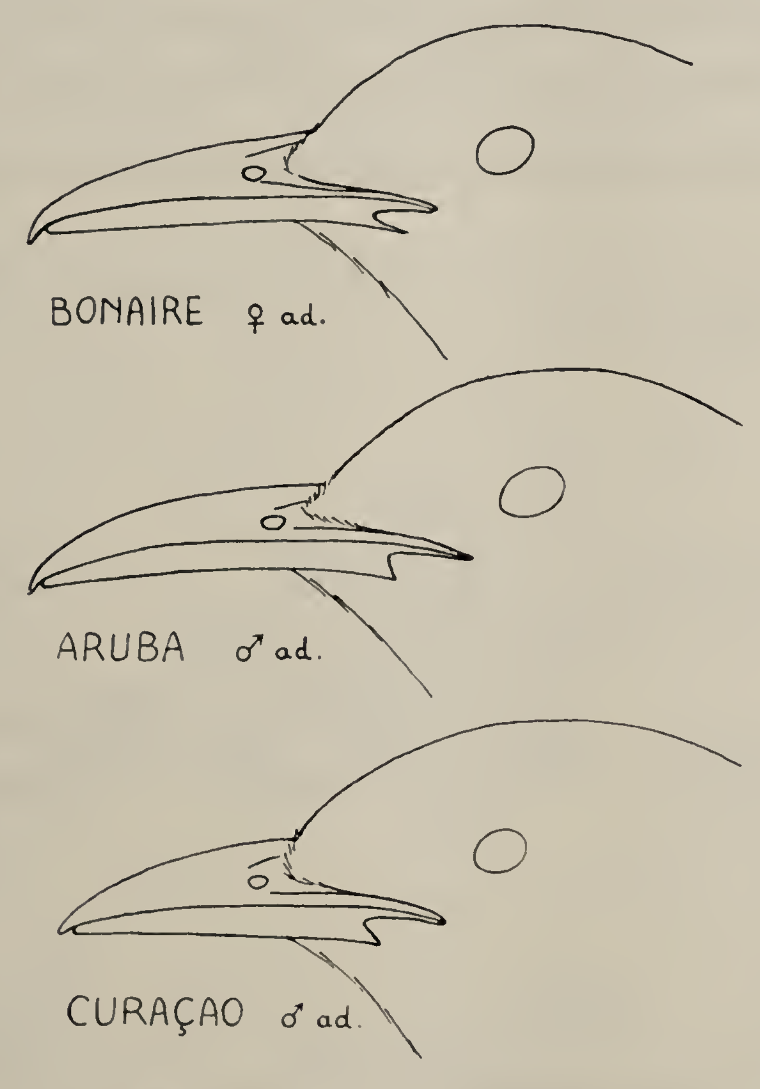


Figure 1. – *Mimus gilvus* – showing the amount of individual variation in the length and shape of the bill, which is *not* restricted to one island!

groups, indicating an additional colonization from the West Indian Islands (*Coereba flaveola*, *Ammodramus savannarum*).

In a not yet published paper on the birds of the Netherlands Leeward Islands I have tried to show that of the 44 breeding species of Aruba, Curaçao, and Bonaire 29 species (66%) have colonized the islands directly from South America and 13 species (30%) from the Caribbean region, whereas 2 species (4%) remain indeterminable (*Phoenicopterus ruber*, *Haematopus palliatus*). Those having colonized the islands from the north or northwest being: *Butorides virescens*, *Charadrius alexandrinus*, *Sterna hirundo*, *Sterna dougallii*, *Sterna albifrons*, *Columba squamosa*, *Tyto alba*[1], *Tyrannus dominicensis*, *Elaenia martinica*, *Margarops fuscatus*, *Vireo altiloquus*, *Coereba flaveola*, *Ammodramus savannarum*.

The above data seem to indicate that the Caribbean element occurs more frequently

[1] Agreed by Mr. James Bond by verbal communication at the Congress.

than would have been expected from the short stretch of sea separating the islands from the continent. Indeed, the South American element is dominating, but several North American and Caribbean species have their southernmost limits of distribution south of Aruba, Curaçao, and Bonaire, instead of north of these islands!

The absence of many typically South American families of pro-passerine and passerine birds, such as *Dendrocolaptidae*, *Furnariidae*, and *Formicariidae*, is also indicative of the fact that the avifauna of the islands is not purely South American. The contrast is, of course, exaggerated by the limited number of habitats and the absence of humid tropical vegetations in the islands.

On the other hand, there are habitats in the islands, which seem to be still unoccupied

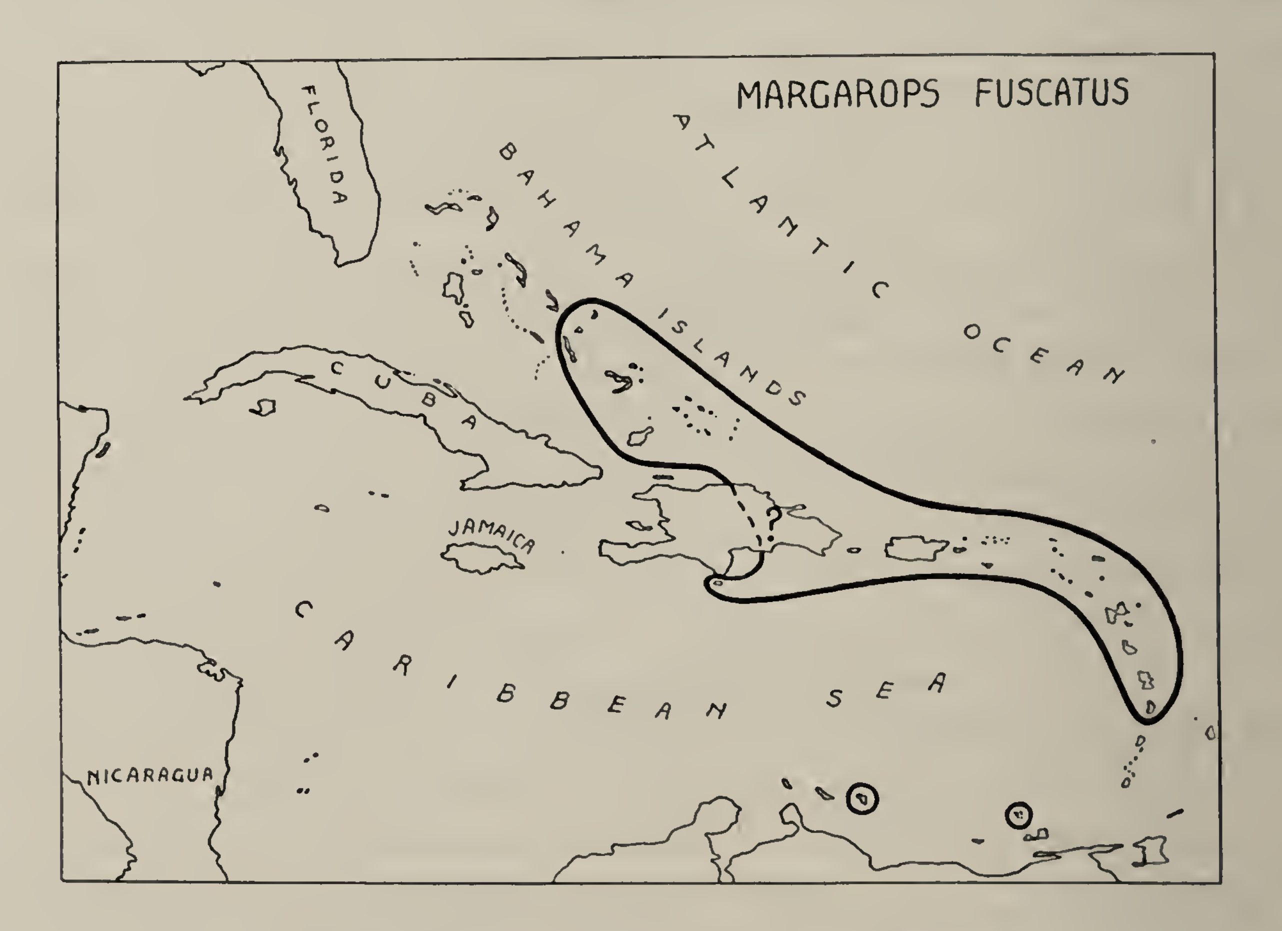


Figure 2.–Breeding range of *Margarops fuscatus*.

by birds and thus are open "niches", for which in the future new colonizers may turn up. The stone deserts of Aruba, for example, are devoid of any resident birds, but probably would fit very well to rock-wrens and terrestrial thrashers. These birds, however, do not appear on the nearby coast of Colombia and Venezuela and I am not aware of any other species on the South American mainland (peninsulas of Paraguaná and Goajira) occuring in similar habitats. To a certain extent the place of a terrestrial deserticolous species has been occupied in Aruba by *Mimus gilvus*. This species not only shows an extremely variable diet (from juicy fruits and ripening millet to insects, small lizards, and eggs of passerine birds, plovers and terns!), but it also occurs in practically any biotope, being among the commonest of the bird species in all three islands. One does not need to have a great phantasy, therefore, to assume that the extremely variable and usually considerable length and strength of the bill has something to do with these relatively newly acquired terrestrial thrasher-like adaptations in habits (figure 1)!

The origin of the avifauna of the Venezuelan islands does not seem to have been different from that of Aruba, Curaçao, and Bonaire. Only the islands of Margarita, which, geologically speaking, is part of the continent, has to be excepted. Mainly through the activity of Phelps, father and son, the number of species recorded from the Venezuelan islands has been augmented at present to 98, 85 of which also occurring on Aruba, Curaçao, and Bonaire (87%).

Of the 44 breeding species of Aruba, Curaçao, and Bonaire 27 (61%) are also known from the Venezuelan islands. In contrast, 8 species of non-migratory land and fresh water birds recorded from the Venezuelan islands do not occur in the Netherlands Leeward Group, all of them being of a South American, none of a Caribbean origin. These species

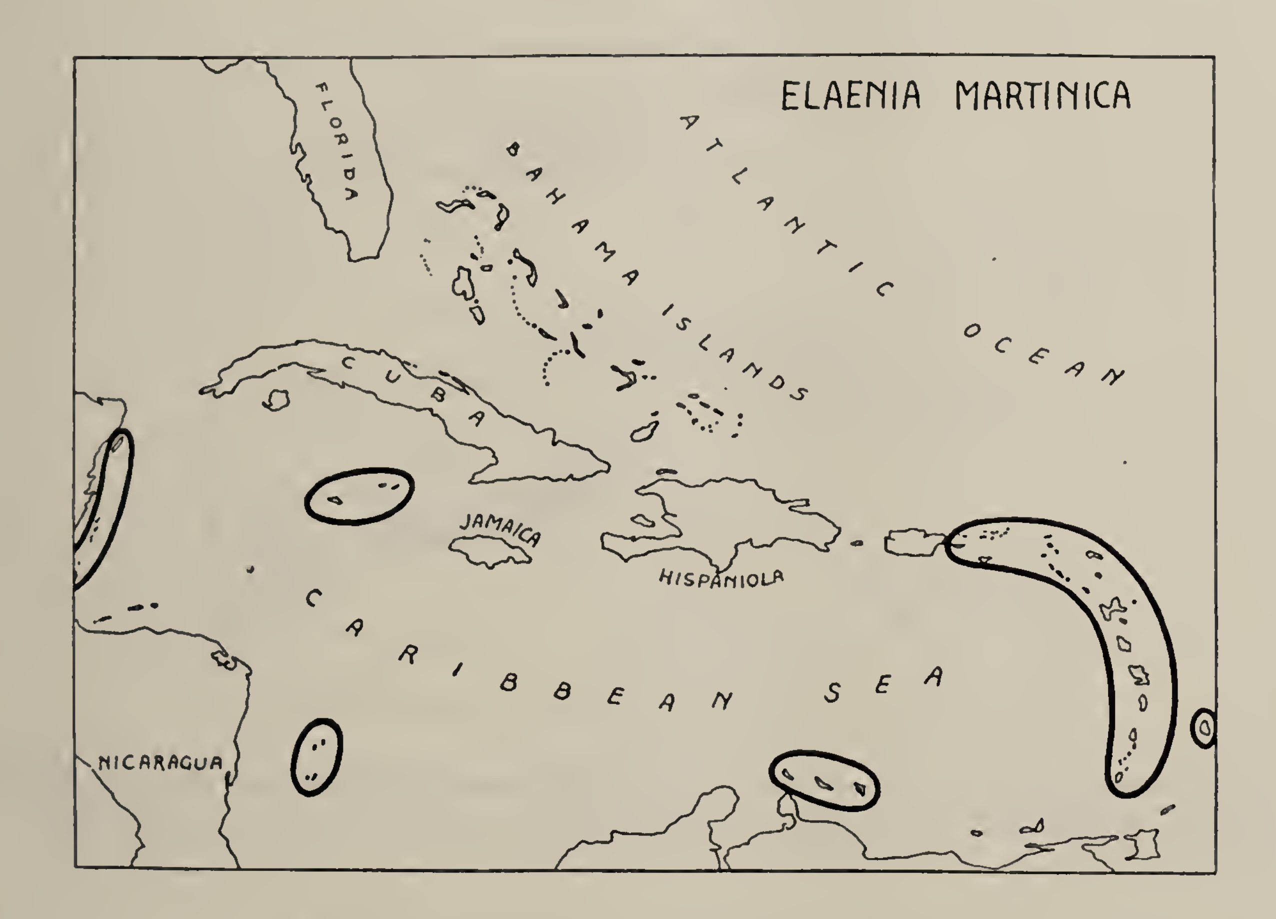


Figure 3.–Breeding range of *Elaenia martinica*.

are: *Pilherodias pileatus*, *Butorides striatus*, *Scardafella squammata*, *Leucippus fallax*, *Chloroceryle amazona*, *Quiscalus lugubris*, *Richmondena phoenicea*, *Spermophila minuta*.

Aruba, Curaçao, Bonaire, and the Venezuelan islands share 7 species of non-South American origin, *viz.*, *Butorides virescens*, *Charadrius alexandrinus*, *Sterna hirundo*, *Sterna albifrons*, *Columba squamosa*, *Tyrannus dominicensis*, *Margarops fuscatus*[1]. The present distribution of these species still illustrates their way of colonization, which must have taken place haphazardly across the sea. Particularly from the distribution maps of *Margarops fuscatus* (figure 2) and *Elaenia martinica* (figure 3) one gets a clear idea of the colonizing birds coming from the West Indian archipelago and mainly neglecting the Venezuelan islands as stepping stones before reaching the islands of the Netherlands Leeward Group. Thus,

[1] Probably recently extinct in the Hermanos Islands; verbal communication by Mr. W. H. Phelps, Jr., at the Congress.

these species seem to have reached the islands independently and quite casually, probably with hurricanes or extraordinarily strong trade-winds.

A comparison of the subspecies formation in Aruba, Curaçao, Bonaire, and the Venezuelan islands combined shows the following particulars:

(1) Few insular populations have evolved into distinctly recognizable subspecies restricted to *one* island, e.g., the paroquet, *Aratinga pertinax*, with particular races each in Aruba (*arubensis*), Curaçao (*pertinax*), Bonaire (*xanthogenius*), and Tortuga (*tortugensis*). In view of the fact that paroquets from Aruba and Tortuga are only slightly differentiated from continental birds (*venezuelae*) the colonization of these islands must have taken place much later than that of Curaçao and Bonaire.

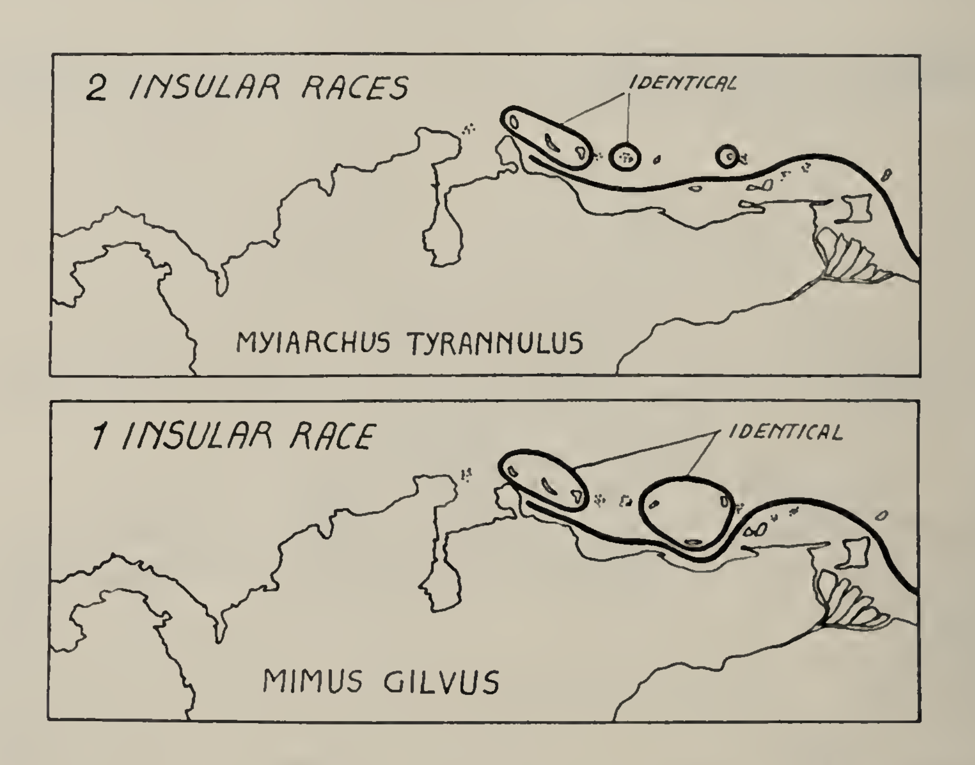


Figure 4. – Distribution of insular subspecies of *Myiarchus tyrannulus* and *Mimus gilvus* on the north coast of South America. The continental subspecies occur south of the solid black line.

(2) Few species have evolved in various *separate* islands into populations, which, although different from those of the continent, are inseparable *inter se*. Examples are: (a) *Tiaris bicolor*, of which the same very pale form inhabits Aruba, Curaçao, and Bonaire (*sharpei*); (b) *Myiarchus tyrannulus*, of which a slightly differentiated form inhabits Aruba, Curaçao, Bonaire, and the Roques Islands (*brevipennis*); in contrast, the continental form (*tyrannulus*) has been found unchanged in the islands of Tortuga, Los Frailes and Los Testigos, whereas another, slightly distinct form (*blanquillae*) has been described from Blanquilla; (c) *Mimus gilvus*, of which the same, pale, long-billed form occurs in at least six islands, *viz.*, Aruba, Curaçao, Bonaire, Orchila, Blanquilla, and Tortuga (*rostratus*; figure 4).

These situations would indicate an independent subspecific development along almost identical lines, rather than any considerable amount of inter-insular gene exchange; the latter process, moreover, has never been proved in this region. The paleness of most of the insular populations seems to be directly correlated with the prevailing arid climate

VIII.

ECOLOGY AND POPULATION

ÖKOLOGIE UND POPULATIONSFORSCHUNG

ÉCOLOGIE ET POPULATIONS

An Ecological View of Spanish Avifauna with Reference to the Nordic and Alpine Birds[1]

Francisco Bernis

Madrid

Climate, vegetation, and relief determine two very different ornithic areas in the Iberian Peninsula: (I) Northern Area; (II) Mediterranean Area (Figure 1 A and B).

Species[2] amply distributed in II but absent or practically absent in I(a) are: *Falco naumanni*, *Otis tarda*, *O. tetrax*, *Pterocles alchata*, *P. orientalis*, *Clamator glandarius*, *Caprimulgus ruficollis*, *Merops apiaster*, *Melanocorypha calandra*, *Calandrella brachydactyla*, *Oenanthe hispanica*, *Sylvia hortensis*, *S. cantillans*, *Lanius senator*, and *Coracias garrulus*. Also absent from I(a) are: *Ciconia ciconia* and *Cyanopica cyaneus*.

The Mediterranean Area can be divided into two subareas: one low or littoral, with a mild winter (Figure 1: IIg, f, f', f'', h, h''); another interior, with a cold winter (Figure 1: IIc, e, d). As shown various ornithic regions can be pointed out in each subarea, but I shall dispense with further details in order to confine myself to the subject in hand. We can speak, then, of "Nordic" species and of "Mediterranean" species, but I should point out at once that there exist a number of species that, although they are common in area I and in the west of area II, do not exist or are rare in the centre and the east of the peninsula. This third type of element can be classified as "Atlantic".

Outside of area I and distributed throughout area II there are mountains and elevated terrain (Figure 1 A) where there reappears an avifauna with some Nordic (or Atlantic) characters which, of course, loses elements from north to south or from northwest to southeast.

Figure 2 refers to all the strictly Nordic elements of our fauna, that is, all those species which are found exclusively in area I (with the exception of *Turdus torquatus*, which may have bred in the Sierra Nevada, and *T. ericetorum* which breeds very rarely in the western half of area II). The majority of the elements of figure 2 are survivals of the Nordic fauna which in other times must have spread over a large part of the peninsula, but others can also be considered as invaders recently arrived from central Europe. At all events it should be pointed out that (1) the majority of these exclusive elements are forest-dwelling birds, and the rest almost all alpine birds or birds of "mixed meadow field". (2) Several of these elements are rare or extraordinarily local in area I, and the majority of the others seem to have a demographic density much lower than that which is produced in similar biotopes in central or northern Europe. (3) A number of these Nordic elements are repre-

[1] "Avifauna", here: exclusively the birds that breed.

[2] For a complete check-list of species and subspecies in the Iberian Peninsula, see: F. Bernis, "*Prontuario de la Avifauna Española*", Ardeola 1, pp. 11–85, 1954.

sented here by subspecies different from those that live in central Europe (a fact which also affects the non-exclusive species). (4) A copious collection of Mediterranean and Atlantic-Iberian elements leave a marked impression on the avifauna of our Nordic area, at least in its lower zones.

In I live: *Gypaëtus barbatus* (common earlier), *Neophron percnopterus* (frequent), *Hieraaëtus fasciatus*, *H. pennatus*, *Apus melba* (frequent), *Picus viridis sharpei* (only subspecies), *Ptyonoprogne rupestris* (frequent), *Monticola solitarius*, *Motacilla flava iberiae* (perhaps the only subspecies), *Lanius excubitor meridionalis*, and *Sturnus unicolor*. A list that can be lengthened with species that are not very widespread in neighboring Europe, such as: *Alectoris rufa* (common), *Otus scops*, *Cettia cetti* (common), *Hippolais polyglotta* (frequent), *Sylvia undata* (common), *Petronia petronia*, and *Emberiza cia* (common).



Figure 1.–*A:* Map of the Iberian Peninsula; high grounds over 1000 m dotted, high mountains over 1500 m black.–*B:* Provisional ornithic areas, subareas and regions of the Iberian Peninsula.

In short, our northern avifauna is relatively little "Nordic" and very "Ibero-Mediterranean", a fact that can be explained by the geographic singularity of the peninsula, an old refuge during the glaciations, where afterwards, thanks again to the old isolation imposed by the range of the Pyrenees, there has occurred a pan-peninsular expansion whose zoogeographic and microevolutionary effects were relatively independent from the rest of western Europe. The same phenomena, but much more exaggerated, occurred in the Atlantic Islands, where the isolation was almost absolute (the case of the Canary Islands is surprising when we think of the low latitude at which certain species still maintain themselves).

I have already indicated that independently of the "Nordic" element one can speak of an "Atlantic" element. It is not always easy to distinguish one from the other because the phenomena overlap. So to the rise in altitude of the "Nordic" elements from north

to south, there corresponds, as an analogous phenomenon, the reappearances of the Atlantic (western) element in favorable zones and localities of interior and even eastern regions of the peninsula.

In the southwest sector of the peninsula (Figure 1 B: II g and II f), abundant Atlantic (or Nordic) elements are mixed with the genuinely Mediterranean ones. Something similar can be seen in parts of Morocco. Perhaps the best peninsular example of this mixture would be the splendid forests of Almoraima, near Gibraltar.

In Almoraima (a few m.s.m.) for example, *Aegithalos caudatus*, *Regulus ignicapillus*, *Phylloscopus collybita*, *Ph. bonelli*, *Sylvia borin*, *S. atricapilla*, *Erithacus rubecula*, etc. live together with *Erythropygia galactotes*, *Hippolais pallida*, *Sylvia melanocephala*, *Passer hispaniolensis*, etc.

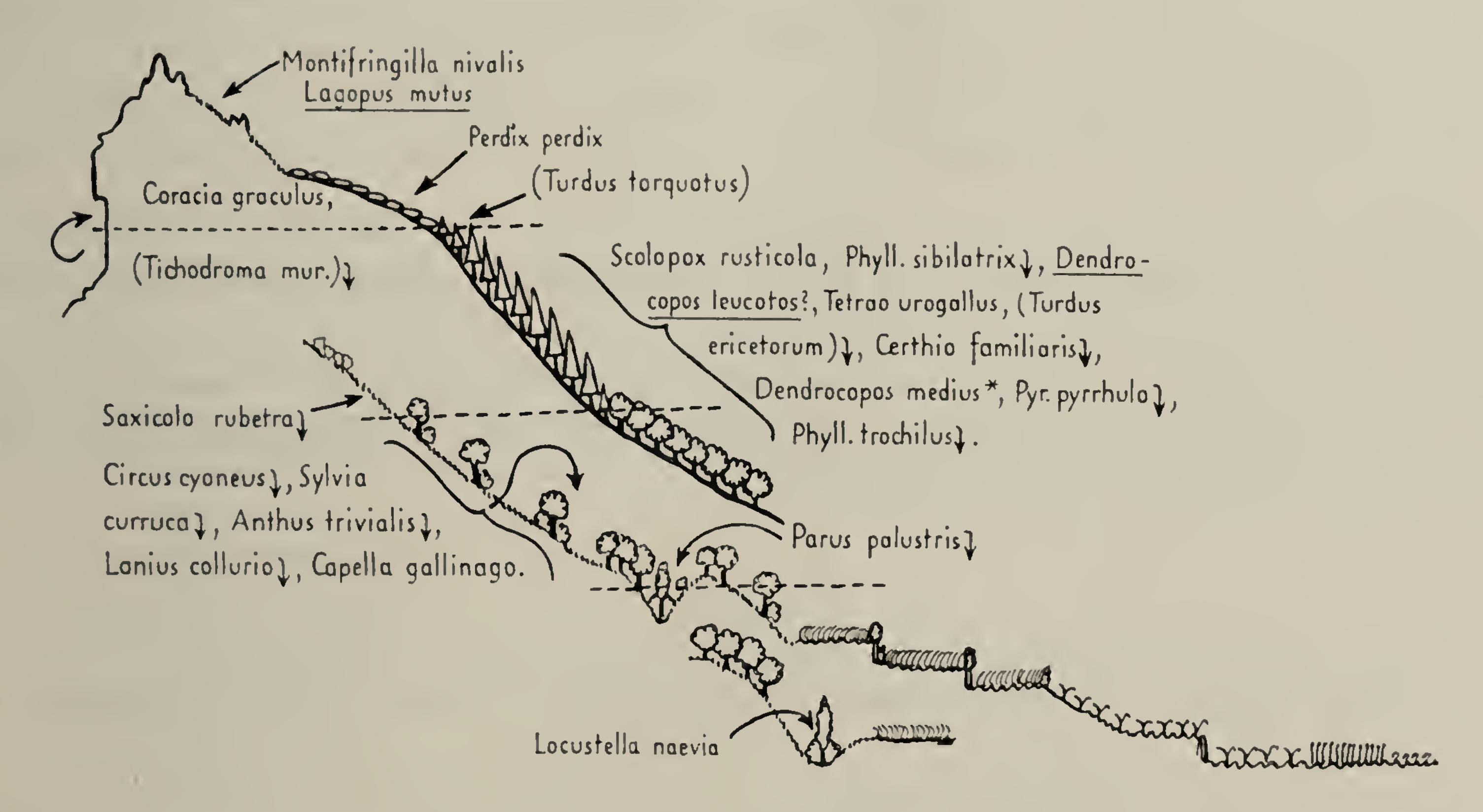


Figure 2.–Exclusive species of the Northern Area, Iberian Peninsula (area I in Figure 1*B*), and their distribution in the principal biotopes. Underlined: only in the Pyrenees; * only in the Cantabrian region; ↓ occurs also in lower ground of the Cantabrian region. – Breeding of *Sylvia curruca* not yet clearly stated.

There is a notable contrast between the avifauna of Almoraima and that of other forests, thinned and modified by man, which exist in the same region. Almoraima is an example of how the microclimate and the structure of the natural forest, mature and dense, determines rich and varied avifauna. Other examples of the same thing are the remnant deciduous forests studied by me in central Spain (Table 4) and the leafy parks maintained by virtue of irrigation in the middle of the dry Mediterranean area.

The primitive forest has given way to a more sparse forest or to mature *maquis;* the wild groves along the rivers have been cut down or substituted by formal walks; the *maquis*, in its turn, disappears, making room for the cultivation plains. All these well-known modifications are manifest especially in Mediterranean countries, with decisive effects for the avifauna. Here man has catalyzed the process in collaboration with the climate, and it can be said that he has exaggerated the Mediterranean character, displacing all the biotopes one or more degrees in the direction forest to desertlike steppe.

The most advanced expression of this climatic-human steppe formation is found in our southeastern and eastern regions (Figure 1 B: II h and II h'). It is the most strongly contrasted with our northern region. Those interesting regions (still poorly studied ornithologically) can be characterized by the general poverty of their own avifauna, both in species and in individuals. It is significant, I believe, that in these regions there exist entire districts with desert physiognomy, and nevertheless genuinely African elements like those that abound immediately behind the first Atlas range are lacking. Within this arid southwestern sector the "Nordic" (and Alpine) elements exist only in very high mountains such as the Sierra Nevada. This mountain range is today almost completely devoid of forests and lacks the zone of subalpine conifers. Although the avifauna of its highest zones has not yet been studied carefully, it is almost certain that in the Sierra Nevada *Montifringilla nivalis* does not breed and the presence of *Coracia graculus*, *Tichodroma muraria* and *Anthus spinoletta* can be doubted (compare also Figure 2 and Tables 1 and 2). Of *Prunella modularis* we have limited data and nothing is known about *Luscinia svecica.*

Finally I wish to make known in the form of tables (1 to 4) the ornithic composition of the biotopes richest in Nordic and Alpine elements that there are in central Spain. The tables that I present have not previously been published and are based on the investigations I have made in recent years. It is advisable to look at these tables comparing them again with the diagram of Figure 2. On quantitative study of biotopes I employed a transect-line method ("Linientaxierung").

TABLE 1

Alpine Moorland Birds (1, 2) and Alpine Meadow Birds (3) in Central Spain

Biotope samples	1	2	3
Nos. of pairs counted	52	43	21
Alectoris rufa	—	2	—
Coturnix coturnix	2	2	*E*
Lullula arborea	1	—	—
Alauda arvensis	—	—	*E*
Turdus merula	—	1	—
Oenanthe oenanthe	1	1	*F*
Luscinia svecica	4	4	—
Sylvia communis	1	—	—
Prunella modularis	5	5	—
Anthus campestris	2	1	—
Anthus spinoletta[1]	—	—	*A*
Emberiza hortulana	3	4	—
Carduelis cannabina	—	1	*E*

[1] See also Table 2.

Biotope samples.–(1) Maliciosa, 5 July, 1860–2220 m; (2) El Morezón, 14 July, 2000–2200 m; (3) El Gargantón–El Morezón, 14 and 15 July, 1900–2300 m.–Biotopes 1 and 2 are a uniform scrub of *Cytisus purgans.* – No. 1 in Guadarrama Mountains; nos. 2 and 3 in Gredos Mountains.

Symbols used in Tables 1–4

1: 0–2 % of total breeding pairs counted
2: 2–6 % of total breeding pairs counted
3: 6–14 % of total breeding pairs counted
4: 14–30 % of total breeding pairs counted
5: 30 % of total breeding pairs counted

R, *E*, *F*, *A*, and *AA*: Categories of estimated abundance (respectively: Rare, Scarce, Frequent, Abundant, very Abundant).

+ Breeding bird present in the simple biotope.

○ Present in the same biotope but outside of transect-strip; or, otherwise, means present in a nearby similar biotope.

Birds in usual types are the most constant birds in each biotope.

TABLE 2

High Mountain Cliff Birds in the Inland Spain

Region	NW	NW	CW	CW	C	C	C	CE	CE	CE
Biotope samples	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Gyps fulvus	○	—	+	+	+	+	+	○	—	+
Neophron percnopterus	○	—	+	○	—	—	—	—	—	+
Aquila chrysäetos	—	+	+	+	○	—	○	—	—	+
Falco tinnunculus	+	+	+	○	+	○	+	—	—	+
Falco naumanni	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Columba livia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Columba oenas	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Bubo bubo	—	—	—	*R*	—	—	—	*R*	—	*R*
Apus melba	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
Apus apus	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
Chelidon urbica	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Ptyonoprogne rupestris	○	+	+	+	—	+	○	+	+	+
Corvus corax	—	—	+	○	○	+	+	—	—	—
Corvus monedula	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+
Coracia pyrrhocorax	—	—	+	—	—	+	+	+	+	—
Monticola saxatilis	+	+	+	○	○	+	+	—	—	—
Phoenicurus ochruros	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Prunella collaris	+	+	+	—	+	—	+	—	—	—
Emberiza cia	○	—	—	+	—	+	○	+	+	○
Meadows among summit rocks:										
Anthus spinoletta	+	+	+	—	—	○	+	—	—	—

Biotope samples. – (4) Moncalvo, July, 1500–1900 m; (5) Teleno, July, 1500–2000 m; (6) Circo de Gredos, July, 1700–2400 m; (7) Galayos, May, 1500–1700 m; (8) Mujer Muerta, August, 1700–2100 m; (9) Maliciosa, July, 1700–2100 m; (10) Peñalara, July–August, 1900–2300 m; (11) El Halcón, July, 1650 m; (12) Valtablado, July, 1400–1500 m; (13) Peralejos, July, 1200–1500 m. – Biotopes 4 to 10 schist or granite; biotopes 11 to 13 limestone rocks. – No. 4 in Sanabria Mountains; no. 5 in León Mountains; nos. 6 and 7 in Gredos Mountains; nos. 8, 9 and 10 in Guadarrama Mountains; nos. 11, 12 and 13 in Cuenca Mountains.

TABLE 3

Subalpine Coniferous Wood Birds in Central Spain

Region	CW	C	C	C-E	C-E	C-E	C-E
Biotope samples	14	15	16	17	18	19	20
Nos. of pairs counted	75	101	—	82	68	95	61
Accipiter nisus	1	○	*R*	1	○	—	—
Milvus milvus	1	—	—	—	—	—	—
Milvus migrans	2	—	—	—	—	—	—
Circaëtus gallicus	1	—	*R*	—	—	—	—
Buteo buteo	○	1	*R*	—	1	—	○
Hieraaëtus pennatus	○	1	*R*	—	—	—	—
Falco tinnunculus	1	—	—	—	—	—	—
Columba palumbus	3	○	*E*	1	2	1	1
Cuculus canorus	—	2	*E*	1	2	1	2
Strix aluco	1	○	*R*	—	—	—	—
Dendrocopos major	—	2	*E*	1	1	2	2
Picus viridis	—	○	*R*	1	1	○	—
Corvus corone	2	1	*E*	○	3	1	—
Corvus monedula	1	—	—	—	—	—	—
Pica pica	1	—	*R*	—	—	—	—
Garrulus glandarius	1	2	*E*	2	2	1	1
Parus major	1	1	*E*	2	2	1	—
Parus ater	4	4	*A*	3	4	4	4
Parus caeruleus	—	1	*R*	—	—	—	—
Parus cristatus	—	2	*A*	3	2	2	3
Aegithalos caudatus	—	—	—	—	1	—	—
Sitta europaea	—	1	*E*	3	1	2	1
Certhia brachydactyla	4	2	*F*	—	2	2	2
Troglodytes troglodytes	—	2	*E*	○	2	1	1
Turdus viscivorus	2	1	*E*	2	1	2	3
Turdus merula	—	1	*R*	—	1	○	1
Erithacus rubecula	—	2	*E*	2	2	2	2
Phoenicurus phoenicurus	—	—	—	1	○	—	—
Phylloscopus bonelli	3	2	*F*	3	3	3	2
Phylloscopus collybita	—	—	*R*	—	—	—	1
Sylvia borin	—	2	*E*	—	—	—	2
Regulus regulus	—	1	*R*	—	—	2	1
Regulus ignicapillus	—	○	—	1	—	1	1
Muscicapa striata	—	—	*R*?	2	—	—	2
Loxia curvirostra	—	1	*E*	—	—	—	—
Carduelis citrinella	—	○	*R*	2	—	—	2
Serinus canarius	1	—	*R*	2	1	1	—
Fringilla coelebs	4	4	*A*	4	3	4	4
Emberiza cia	1	1	*E*	2	2	1	1
Emberiza cirlus	—	—	—	—	1	1	—

Biotope samples.–(14) Hoyos del Espino, 16 July, 1400–1500 m; (15) Balsaín, 3 July, 1300–1800 m; (16) Río Moros, July–August, 1200–1700 m; (17) Pinar Llano, Tragacete, 9 July, 1600–1700 m; (18) Meseguero, Tragacete, 8 July, 1400–1600 m; (19) Albarracín, 15 July, 1400–1600 m; (20) Albarracín, 17 July, 1500–1600 m. – All studied biotopes are pine woods of *Pinus silvestris*. – No. 14 in Gredos Mountains; nos. 15 and 16 in Guadarrama Mountains; nos. 17 and 18 in Cuenca Mountains; nos. 19 and 20 in Teruel province.

TABLE 4

Deciduous Wood Birds in Central Spain Mountains

Region	C–S	C-S	CW	C	C	C
Biotope samples	21	22	23	24	25	26
Nos. of pairs counted	51	62	100	52	53	—
Aquila chrysaëtos	—	1	—	—	—	—
Buteo buteo	1	○	1	○	—	—
Milvus milvus	1	○	○	—	—	—
Columba palumbus	○	1	—	—	—	—
Columba oenas	2	1	—	—	—	*E*
Streptopelia turtur	—	—	—	—	—	*R*
Cuculus canorus	—	1	1	○	2	*E*
Strix aluco	—	—	○	—	○	*R*
Picus viridis	—	1	1	1	—	*R*
Dendrocopos major	1	1	1	2	2	*R*
Oriolus oriolus	1	1	1	—	—	—
Garrulus glandarius	2	2	3	1	2	*R*
Parus major	—	1	4	○	2	*E*
Parus caeruleus	2	4	4	3	3	*F*
Parus cristatus	—	2	—	1	2	—
Aegithalos caudatus	—	2	○	—	—	—
Sitta europaea	3	2	1	3	2	*F*
Certhia brachydactyla	4	3	3	3	2	*F*
Troglodytes troglodytes	2	1	2	1	2	*E*
Turdus viscivorus	1	—	1	○	1	*R*
Turdus merula	—	2	1	2	2	*E*
Phoenicurus phoenicurus	4	2	1	—	—	*R*
Luscinia megarhynchos	—	2	1	—	—	—
Erithacus rubecula	—	3	—	3	2	*F*
Sylvia borin	—	○	—	2	2	*E*
Phylloscopus bonelli	—	○	—	4	3	*F*
Regulus ignicapillus	—	—	—	2	—	*E*
Muscicapa hypoleuca	2	1	1	2	1	*E*
Muscicapa striata	1	—	—	—	—	—
Serinus canarius	1	○	—	—	—	*F*
Fringilla coelebs	2	4	4	4	4	*A*
Emberiza cia	2	2	3	—	—	*E*

Biotope samples.–(21) Fuencaliente, 22 June, 1000 m; (22) Navas de Estena, 20 June, 900–1100 m; (23) Poyales, 11 May, 1200 m; (24) La Granja, 2 July, 1100–1200 m; (25) La Granja, 3 July, 1100–1200 m; (26) Montejo, July, 1500 m.–Biotopes 21 to 25 are woods of Spanish oak (*Quercus pyrenaica*); biotope 26 is a beech wood (*Fagus sylvatica*). – No. 21 in Sierra Morena Mountains; no. 22 in Toledo Mountains; no. 23 in Gredos Mountains; nos. 24 and 25 in Guadarrama Mountains; no. 26 in Somosierra Mountains.

A Population of Partridges *(Perdix p. perdix* and *Alectoris r. rufa)* on a Hampshire Estate

T. H. Blank and J. S. Ash

I.C.I. Game Research Station, Burgate Manor, Fordingbridge, Hampshire

The partridge population has been studied on an estate in Hampshire, England, since 1947, with a view to investigating the factors controlling limits and affecting fluctuations. Prior to the 1939–1945 war, this area was privately owned and had been well-keepered, producing an annual average kill of about 1000 birds. During the war, it suffered from the general lack of keepers, and was also probably overshot. Thus, when we began our work in 1947, the breeding population of partridges was at a low ebb.

The area under review consists of approximately 3,600 acres, most of it lying on the upper chalk. It is divided into three parts by two parallel valleys, one of which is dry; the other containing a small stream, which dries up in summer. Most of it lies between 200 and 300 feet above sea level. Four gamekeepers are employed, each of whom has to look after one quarter of the total area: a head keeper is in charge of these. Between 6 and 8% of the birds are Red-legged Partridges (*Alectoris r. rufa*), and the remainder *Perdix p. perdix*.

Attempts are made to census the population at certain times of the year, usually just after major changes in level. The first of these occurs in March, shortly after the winter coveys have broken up and the pairs have settled down. This count is usually made from a car, when birds are very approachable and can be seen without difficulty in the sparse cover existing at that time of the year. In early September another complete census is made, using a line of beaters and systematically driving the birds from uncounted into counted areas. In early December a further census is carried out in a similar manner to the September one.

Other information on chick production is obtained by the finding and recording of the nests of 60–70% of the total number of pairs present. Part of the figure thus obtained consists of chicks hatched in known nests: the remainder is an estimate based on the known number of pairs. In August we make a sample count, when the young are 8–10 weeks old and are still readily distinguished in the field from adults. This gives a good indication of juvenile mortality, and also serves as a check on the September census.

Unfortunately, in the limited space available, we can do little more than go very briefly into the rise and fall of the population during the course of the year, and into the general trends during the 8-year period (Figure 1 and Table 1). Towards the end of January and early February the coveys break up and pair off. At this time a reduction in the total number of birds occurs, which is partially due to the surplus of cocks–mostly young birds–moving off the area, combined with the steady drain by mortality due to

predators and accidents. A steep rise occurs in June as the chicks hatch, followed by a sudden decline (juvenile mortality), the extent of which is largely dependent on the weather conditions during and immediately after the peak hatching period. At the end of September, in October, and sometimes early in November, the birds are shot. After and during shooting, a further loss takes place, which is partly due to unfound shot birds, to wounded birds dying, to predators, and to accidents.

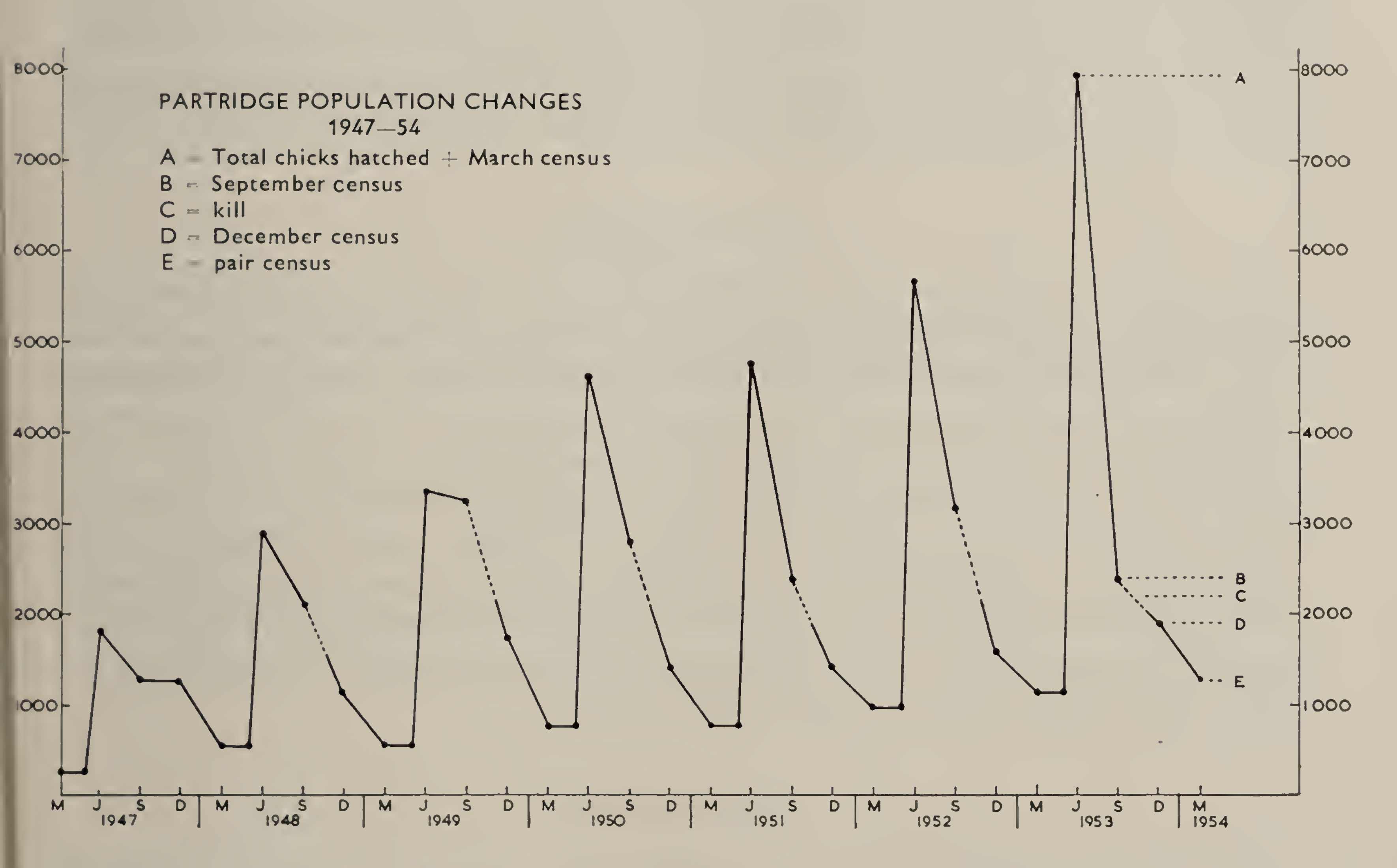


Figure 1. – Graph showing changes in partridge population, 1947–54.

TABLE I

Census Figures of Partridges, 1947–54

	1947	1948	1949	1950	1951	1952	1953	1954
March census (including surplus cocks)	254	550	548	764	780	977	1147	1296
Pairs in March	127	250	261	370	371	468	562	612
Chicks	1546	2330	2648	3700	3951	4678	6779	
August ratio (young:old)	3·5/1·0	3·5/1·0	4·4/1·0	2·3/1·0	1·8/1·0	2·5/1·0	1·4/1·0	
September census	1273	2102	3256	2783	2384	3172	2373	
Shot[1]	18	433	1034	756	578	1077	349	
December census	1249	1418	1769	1414	1406	1591	1917	

[1] The number of birds shot in these years cannot be compared with the "harvestable surplus" that might have been taken from an area already carrying an optimum breeding stock, since one of the objectives during this period was to build up to our optimum.

Pair Counts

There has been a steady increase in the number of breeding pairs, from 120 in 1947 to 612 in 1954. Some of this is to be expected, as numbers were at a low level in 1947. In March 1954 the density was as high as a pair to 6·0 acres, but we do not yet know whether the optimum has been reached. On what is generally considered to be the best partridge land in Norfolk (Eastern England), we have recorded densities as high as a pair to 3·9 acres, averaged over large areas. It will be seen that an increased pair count does not necessarily produce a larger number of birds in September, which is the critical figure from the standpoint of the shooting bag – the survival of young birds governs this.

Chick Mortality

The most variable figure of all is chick mortality, and this in most cases appears to be directly due to weather conditions during the first three weeks after hatching. In 1949, chick survival was extremely high in spite of heavy nest losses: a hot, dry summer with a relatively low breeding density. At the opposite extreme, in 1953 with a high nesting density, a cold, wet spell in June resulted in extremely heavy chick mortality. So, in spite of the fact that breeding density in 1949 was less than half the 1953 figure, the census showed that more birds were present in September 1949. During the period under review, a 50% increase has occurred in the amount of grass grown. The cutting of this crop for hay coincides to a great extent with the peak hatching period of partridges: this may cause a great many deaths, and its results are certainly increased in a wet season when grass-cutting operations are prolonged.

Shooting Bags

Knowing the September figure, our aim has been to bring down the population by December, to about 1,500–1,600 birds, by limiting the number shot and allowing for a reasonable number of deaths through other causes. This December figure is our estimate of the proper number, allowing for subsequent losses, to guarantee an adequate breeding stock in the next season. For various reasons, it has not always been possible to reduce numbers to this level.

Winter Loss

This is caused by many factors. The loss is now reduced by about one half, from 60 to 30%, and there can be little doubt that, in the first few years, emigration took place from our own land on to the thinly populated land surrounding us. It probably took several years before the birds within a radius of two or three miles of us built up to a steady level. Another factor which may be important, is the change in land usage since 1947. Each year a larger proportion of grass is grown, which must help to hold birds in the late winter, as well as aid in reducing the losses to predators, owing to the more abundant cover.

The intensive study of this "winter loss" has been greatly aided by the development of a technique for marking partridges in a way that renders them individually recognisable at ranges up to 100 yards. By this means, the movements, behaviour and survival of individual members of a large partridge community can be studied in a manner hitherto impossible.

It should be emphasized that a population of this sort is a controlled one, in-so-far-as natural effects and trends tend to be masked by game-management techniques. And finally, that interpretation of records of game kills should be treated with caution when an investigation of natural effects is being made.

It is intended to deal with this subject in more detail in a later paper.

SUMMARY

The partridge population on a 3,600 acre estate in Hampshire, England, has been studied since 1947. Methods of measuring the changes are described, and some details of fluctuations are given.

A Population of Pied Flycatchers *(Muscicapa hypoleuca)*

BRUCE CAMPBELL
Oxford

The study area is situated in the Forest of Dean, Gloucestershire, the largest area of oak (*Quercus*) forest remaining in England, at about Lat. 51°45′ N and Long. 2°30′ W. The area consists of 24 hectares of mature oakwood (planted *Quercus robur*, but facies of *Q. petraea*) on the eastern slope of a ridge between 100 and 150 m above sea level. The area is roughly triangular with the base running east to west and the apex pointing south. Part of the western boundary lies against a conifer plantation, and the corner of a forest nursery impinges on the south-east; otherwise it is surrounded by homogeneous oakwood. The nearest stream is about 300 m from the eastern edge of the area. The tree canopy is more or less continuous except along the main rides running through or bordering the area.

History

I have described the history of the study area in a previous paper (CAMPBELL, 1949). When I came into close association with it in 1948 – after two preliminary visits in 1947 simply to ring birds – there were 140 nestboxes available and Table 1 summarises the numbers and occupation of the boxes from 1948 to 1953 inclusive. The figures are based on the number of completed first clutches. I should add that Pied Flycatchers had steadily increased since the boxes were first put up in 1942 and that they occupied 54 boxes in 1947.

For comparison I show in Table 2 figures (from TEMPERLEY, 1954) from another study area in the north of England where the nestboxes are sited in a deciduous fringe round young conifer plantations. This is the only other British study on which regular information is available and shows that changes in the numbers of nesting flycatchers bear no obvious relationship as between the two areas.

The 1948 figures showed that it was necessary to increase the number of nestboxes so that there would always be more than were required by the species using them. The annual occupation would then reflect fluctuations in number, which was not the case in 1948 and 1949 when practically every box was occupied during the season. By 1950, however, the number of boxes had been sufficiently increased to be well above the requirements of the bird population.

General Results

In the course of the six seasons 1948–53 a great deal of information on the breeding biology of this British population has been accumulated and it is intended to publish this in detail at the end of ten years when the study area is due to be felled.

TABLE 1

Occupation of Nestboxes on the Study Area: 24 Hectares

	1948	1949	1950	1951	1952	1953
Nestboxes	140	200	260	260	260	260
Muscicapa hypoleuca	58	67	87	100	98	85
Phoenicurus phoenicurus	4	15	15	14	11	10
Parus major	30	40	35	37	20	17
Parus caeruleus	30	61	44	57	43	37
Parus ater	0	0	2	0	0	1
Parus palustris	0	0	0	0	0	1
Sitta europaea	3	6	2	1	0	0
Total occupation	125	189	185	209	172	151
As % of nestboxes	89	95	71	80	66	58

TABLE 2

Occupation of Nestboxes at Hamsterley, County Durham (Temperley, 1954)

	1949	1950	1951	1952	1953
Nestboxes ca. 300					
Muscicapa hypoleuca	28	40	20	18	27
Phoenicurus phoenicurus	14	16	15	13	14
Parus major	29	27	19	30	22
Parus caeruleus	9	17	12	9	10
Parus ater	2	4	8	6	7
Certhia familiaris	0	0	0	2	4
Total occupation	82	104	74	78	84

The pattern of clutch size each season is known (Figure 1) and the average clutch size is well above that found in the continental countries of Europe (von Haartman, 1951). If we discriminate repeat layings and the few genuine second clutches (see Campbell, 1950), it is even higher. The hatching success, brood size and fledging success have been recorded annually and the species shows the relatively high percentage of young fledged to eggs hatched which characterises hole-nesting passerines (see Gibb, 1950, for a British study of titmice *Parus* spp.). It does not appear that the success from the larger clutches (six to nine eggs) differs significantly. But small, late clutches are much less successful.

The start of laying appears to be determined proximately by local climatic conditions. At any rate it may vary nearly three weeks from season to season. But the end of laying seems to be determined by some internal factor, for in the six years there is no evidence of a clutch being started after 19th June. It follows, therefore, that genuine second broods are only possible in early favourable seasons, e. g. 1948 and 1949 when the first eggs were laid before the end of April.

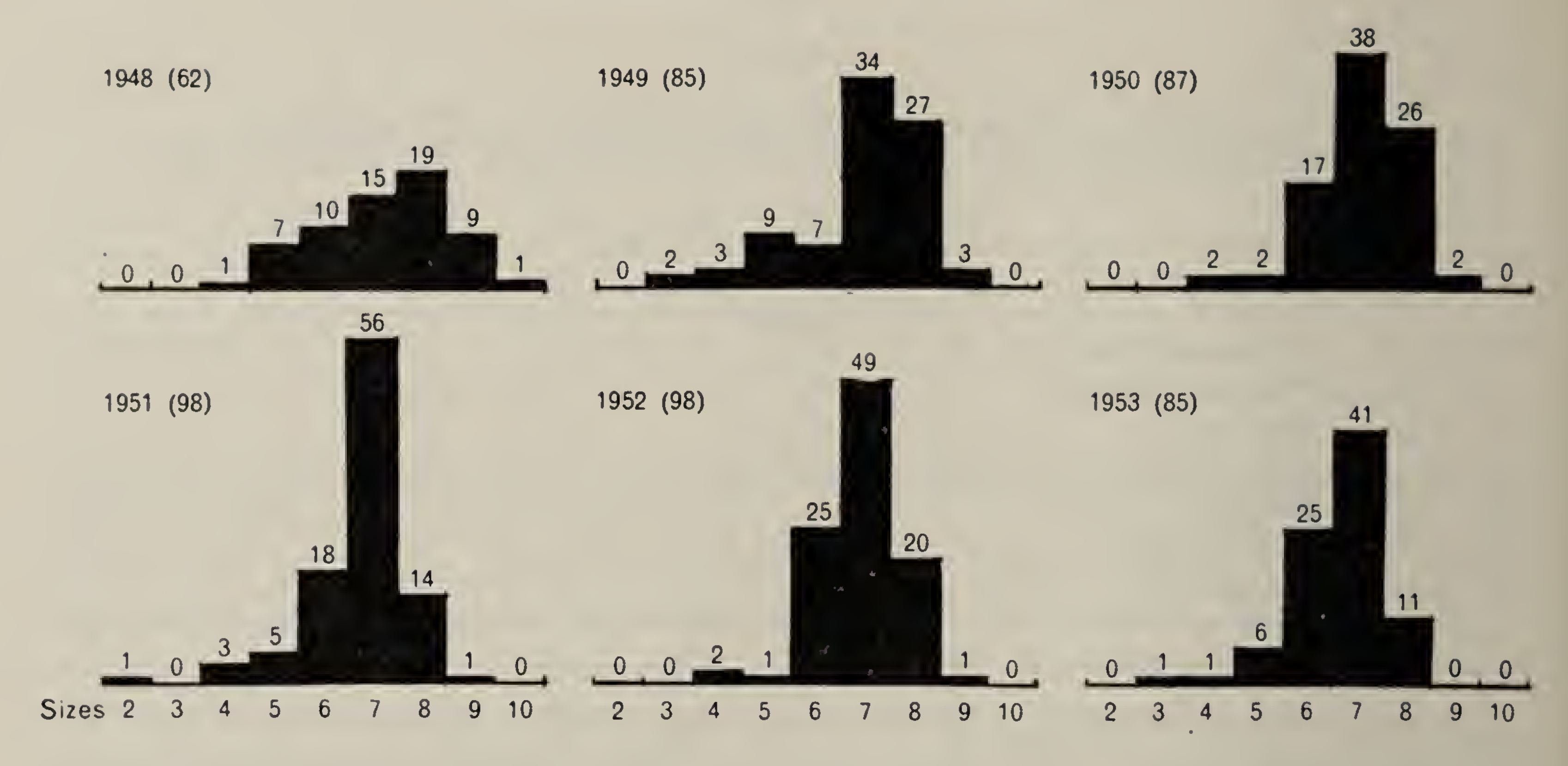


Figure 1.–Annual Pattern of Clutch Sizes.

Subsidiary data have been collected on polygamy, which appears to be rather rare in this population, plumage, and relations with other species, including evictions from nestboxes. The Pied Flycatcher seems capable normally of dominating the other species using the boxes, except possibly the Redstart (*Phoenicurus phoenicurus*) provided that they are at an early stage of their nesting cycle.

Ringing

The original objective of the ringing was simply to obtain recoveries abroad as indications of the Pied Flycatcher's migration routes to and from Britain, but so far, out of 3005 birds marked, only four have been recovered on migration, and the whole emphasis of the work is now directed towards a study of the structure of the population.

In 1947 I did not know of the work being done in other European countries nor how amenable the Pied Flycatcher was to being caught and handled on the nest. So I only caught two adult females. But when one of these was found nesting in another box in 1948, I began to realise that it might be feasible to catch and mark an entire population. Progress towards this was slow (as is shown in Tables 3, 4, and 5) and we did not begin catching the males until 1950 by means of a device adapted by John Gibb from that used to retain racing pigeons in their loft.

The majority of the females can be caught quite easily as they incubate eggs or brood small young, but a minority are more elusive and the males can only be caught when they perch at the entrance hole of the box early in the season (see von Haartman, 1949, p. 17) or when they enter it to feed the young. It is at this latter stage that we catch our males and even then there are a few which never come to feed the young or appear too shy to enter the box when the retaining device is in position. The absent males may have found a second mate elsewhere (see von Haartman, 1945) but as we have caught some in June moulting their secondaries, it is possible this condition may cause others to lose interest in their families.

The recovery of ringed birds to date is summarised in Tables 3 to 5. Recoveries away from the study area are not, of course, included.

TABLE 3

Recovery of Male Pied Flycatchers Ringed as Adults

	1950	1951	1952	1953
Total ringed	8	12	75	25
Recovered in 1951	1			
Recovered in 1952	1 (1)	8		
Recovered in 1953	0	2 (2)	28	

Note. The figures in brackets in this and Tables 4 and 5 show the number of second or third recoveries included in the total; e.g. in 1953 both the males shown in the 1951 column had already been recovered in 1952.

TABLE 4

Recovery of Female Pied Flycatchers Ringed as Adults

	1947	1948	1949	1950	1951	1952	1953
Total ringed	2	18	34	52	61	49	29
Recovered in 1948	1						
Recovered in 1949	—	1					
Recovered in 1950	—	2 (1)	12				
Recovered in 1951	—	—	4 (3)	26			
Recovered in 1952	—	—	—	13 (12)	26		
Recovered in 1953	—	—	—	2 (2)	10 (10)	20	—

TABLE 5

Recovery of Pied Flycatchers Ringed as Nestlings

	1947		1948		1949		1950		1951		1952		1953	
Total ringed	144		308		367		465		460		478		418	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Recovered in 1948	—	—												
Recovered in 1949	—	—	—	2										
Recovered in 1950	—	1	—	3	—	7								
Recovered in 1951	—	1 (1)	—	1	—	2 (1)	—	5						
Recovered in 1952	—	—	2	—	4	1 (1)	1	2 (1)	—	4				
Recovered in 1953	—	—	—	—	—	—	1	1 (1)	5	6 (2)	6	14		

Ringing of the adult males in the study area began too recently to give conclusive results, but Table 3 shows that 37 out of a possible 95 have been recovered in the first year after ringing, a percentage of 39, compared with 37 in Finland (von Haartman, 1949), 19·6 in Silesia (Trettau and Merkel, 1943), and 37·5 in Hesse (Trettau, 1952). 3 out of a possible 20 have been recovered in the second year; all three had already been recovered once.

86 out of a possible 216 adult females have been recovered in the first year after ringing, a percentage of 40. This compares with 10·7 in Finland (VON HAARTMAN, 1949), 13·6 in Sweden (ENEMAR, 1948), 21·7 in Silesia (TRETTAU and MERKEL, 1943), 35·1 in Hesse (TRETTAU, 1952), 23·7 in Saxony (CREUTZ, 1943), and 35 in Holland (E. D. MAALDRINCK quoted by VON HAARTMAN, 1949)[1], though only the first three ringed numbers comparable to mine. All the same, the apparent north-east to south-west gradient of recoveries shown by these figures is one of the most interesting suggestions which have arisen during this study.

29 out of a possible 167 females have been recovered in the second year after ringing, a percentage of over 17; 26 of these (out of a possible 67) had already been recovered once. 26 out of 67 is nearly 39%, a figure remarkably close to the 40% recovered in the first year – another very suggestive point which needs further data to confirm it. Two out of a possible 16 females have been recovered three years in succession.

The percentage recovery of birds ringed as nestlings may be shown in tabular form:

TABLE 6

		Birds Recovered			
	Possible Total	♂♂	♀♀	♂ and ♀	Percentage
Recovered in any year	2222	19	43	62	2·8
Recovered in first year	2222	6	32	38	1·7
Recovered in second year	1744	6	13	19	1·1

It might be argued that these low percentages are due to the relatively small number of nesting adults caught in the early years of the study, but it can be seen from Table 5 that only 13 of the 460 nestlings ringed in 1951 were recovered in 1952 and 1953 (2·8%). 20 of the 478 nestlings ringed in 1952 were recovered in 1953, which is 4·2%. Other European schemes show similar low percentages: in Finland VON HAARTMAN recovered 7 males and 2 females out of 851 nestlings ringed (1·1%) and the figure for Silesia was 74 recoveries out of 1277 or 5·8%. Other studies only give recoveries of females.

The most interesting point emerging from the ringing of nestlings is the recovery *for the first time* in 1953 of five males ringed in 1951, although there was an almost complete catch of the nesting males in 1952. Two females ringed in 1951 also appeared for the first time in 1953. It is possible, of course, that they bred elsewhere in 1952, but it seems even more likely that they did not breed at all, thus supporting VON HAARTMAN's view that a high proportion of males do not breed at one year old. But obviously many more data are required.

Many other aspects of the data given by extensive ringing have not yet been analysed, e. g. the clutch laid by the same bird in successive years, and the clutch-size laid by successive generations; the persistence of matings and the return to the same nest-site

[1] Data for recent years communicated by Dr. VON HAARTMAN at the Symposium suggested that this percentage should really be about 29.

in successive years. A cursory examination shows that matings do not usually persist from season to season, and that a return to the same nestbox, though it does occur, is the exception rather than the rule.

Dispersal of Ringed Birds

The evidence from other studies of summer visitors (e.g. Boyd and Thomson, 1936) is that birds ringed as nestlings tend to return to the same general area rather than to the actual birthplace. To test this I organised on 11th May 1952, 26th April and 3rd May 1953 three searches by large parties of observers through suitable habitat in the Forest of Dean, an area of over 2000 hectares.

In 1952 37 males and 11 females were seen clearly enough to tell whether they had rings or not. 10 males and 4 females were seen to be ringed and 13 of these were either in the study area or within 4 km of it. The ages of 5 (i.e. whether they were ringed as adults or nestlings) could not be determined owing to loss of coloured rings, two males had been ringed as adults in 1951, but two males and one female had been ringed in the nest in 1950. The female was seen about 6·5 km from the study area. On the first search in 1953 eight out of 26 males and two of three females were seen to be carrying rings; on the second search, seven out of 59 males and four out of 23 females. None of these ringed birds could be identified as nestlings of the previous year and all except one male (3 km away in the same valley) were within 1 km of the study area.

As the results of these searches, which employed respectively 35, 16 and 37 observers, were so meagre and inconclusive, I did not organise another in 1954 and I believe the only way to get useful data on the dispersal from the study area would be to place groups of nestboxes at various distances from the study area in suitable habitat.

Conclusion

I do not feel that any sustained discussion can be offered until the full term of the study is completed. It is obvious that the structure of this population, so far as the females are concerned, differs from that studied by von Haartman. I can perhaps suggest that this is due to its location more or less at the western limit of the bird's range where no massive extension is possible. Hence the advantage of adult females lacking *Ortstreue* (as so ably argued by von Haartman) is very much reduced. But it is also true that this population is practically isolated even from other British groups and that once an adult has returned to the neighbourhood of the study area, it may not be very easy for it to wander owing to the ecological separation of its habitat.

On the other hand the data so far available for the males support the findings of von Haartman and other workers.

Acknowledgements. – I should like to thank the Forestry Commission and especially its staff in the Forest of Dean who have done so much to make the study possible; also the Nature Conservancy for financial assistance in 1953 and 1954. Most of the hard work – much of it in their spare time – has been done by students from the Forester Training School, Parkend. Those in charge each year have been Peter Wood (1948), H. J. Hargreaves (1949), W. P. Lewis (1950), E. A. Roberts (1951), Peter Wormell (1952), and David Ellis (1953).

SUMMARY

(1) The study area is situated in mature oakwood (*Quercetum*) in the Forest of Dean, Gloucestershire, England.

(2) Nestboxes were first put up in 1942 but detailed data were not collected till 1948. The species using the boxes are *Muscicapa hypoleuca*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Sitta europaea*, *Parus major*, *P. caeruleus*, occasionally *P. ater* and *P. palustris*. Since 1950 there has been a considerable excess of nestboxes over the requirements of the birds.

(3) The average clutch size for *M. hypoleuca* is higher than in studies elsewhere in Europe.

(4) Fledging success is high, resembling that found for other hole-nesting passerines.

(5) The start of laying may vary three weeks, but no clutches have been begun after 19 June in any season.

(6) 3005 individuals of *M. hypoleuca* were ringed in the seasons 1947–1953. Only four have so far been recovered on migration.

(7) 37 out of 95 adult males (39 %) and 86 out of 216 females (40 %) ringed up to 1952 have been recovered in the study area; 26 out of 67 females (nearly 39 %) have been recovered a second time.

(8) 19 males and 43 females (2·8 %) have been recovered out of 2222 nestlings ringed up to 1952.

(9) Searches for ringed *M. hypoleuca* in the Forest of Dean outside the study area have yielded little result.

(10) The greater return percentage of adult females in the present study as compared with Finland may be due to its geographical location at the western limit of the range of *M. hypoleuca*, or possibly to the ecological isolation of the Forest of Dean.

REFERENCES

Boyd, A. W., and Thomson, A. L. (1936): *Recoveries of Marked Swallows Within the British Isles*. Brit. Birds *30:* 278–287.

Campbell, B. (1949): *Pied Flycatchers and Nestboxes*. Bird Notes *23:* 224–230.

– (1950): *Notes on the Breeding of the Pied Flycatcher*. Brit. Birds *43:* 13–15.

Creutz, G. (1943): *Die Brutbiologie des Trauerfliegenschnäppers* (*Muscicapa h. hypoleuca* Pallas). Ber. Ver. schles. Orn. *28:* 28–38.

Enemar, A. (1948): Vår Fågelvärld *7:* 105–117.

Gibb, J. (1950): *The Breeding Biology of the Great and Blue Titmice*. Ibis *92:* 507–539.

Haartman, L. v. (1945): *Några fall av polygami hos svart och vita flugsnapparen* (*Muscicapa h. hypoleuca* Pall.). Vår Fågelvärld *4:* 27–32.

– (1949): *Die Trauerfliegenschnäpper*, I. *Ortstreue und Rassenbildung*. Acta zool. Fennica *56*.

– (1951): *Die Trauerfliegenschnäpper*, II. *Populationsprobleme*. Acta zool. Fennica *67*.

Temperley, G. W. (1954): Trans. Northumb. Nat. Hist. Soc. *11:* 5.

Trettau, W. (1952): *Planberingung des Trauerfliegenschnäppers* (*Muscicapa hypoleuca*) *in Hessen*. Vogelwarte *16:* 89–95.

Trettau, W., and Merkel, F. (1943): *Ergebnisse einer Planberingung des Trauerfliegenfängers* (*Muscicapa hypoleuca* Pallas) *in Schlesien*. Vogelzug *14:* 77–90.

The Origin of the "Lead" in Dutch Duck Decoys

J. A. Eygenraam

Institute for Biological Field Research, Arnhem, Holland

Among the countries in which duck decoys are operated on a commercial line the Netherlands take up the first place with about a hundred decoys. As we are very interested to know the influence of the decoy-catches on the population density of surface feeding ducks the question became a subject for waterfowl investigation in our country. Without entering into particulars in this brief lecture I will notice that the Dutch decoys make an average catch of about 2000 birds, 70% of which is Mallard, *Anas platyrhynchos*.

Characteristic for the Dutch decoys is that large numbers of Mallards spend the day there during the period of July to February. In 1952–53 the average of 60 decoys amounted to 1500, which number was maintained throughout the open season. This permanent population of the duck decoys is called the lead. It is remarkable and from an ecological point of view very important that so many ducks can survive in the immediate vicinity of the catching-pipes. In stead of being captured they profit by the rest and the protection offered by the decoys thanks to the right of delimitation. Of course I have asked myself how this situation has arisen and I believe to have found the answer by studying the reports of Mallards ringed as juveniles outside the decoys as well as the reports of Mallards ringed after being captured in the decoys (class A and class B respectively). The total number of reports is 870 and I divided them in two categories: (1) Recaptured in duck decoys; (2) shot or killed by accident, each of which I subdivided in year-classes.

TABLE 1

Mallards Recaptured in Duck Decoys

	1st	2nd	3rd	4th	5th	6th	7th	8th	9th year	Total
Class A	31	5	–	1	–	–	–	–	–	37
Class B	168	16	3	–	–	–	2	–	–	189
Total	199	21	3	1	–	–	2	–	–	226
Percentage	89%	9%	1%	–	–	–	–	–	–	99%

TABLE 2

Mallards Shot or Killed by Accident

	1st	2nd	3rd	4th	5th	6th	7th	8th	9th year	Total
Class A	152	32	16	7	4	3	2	–	1	217
Class B	260	108	42	9	4	–	3	1	–	427
Total	412	140	58	16	8	3	5	1	1	644
Percentage	64 %	22 %	9 %	–	–	5 %	–	–	–	100 %

When comparing these figures we are struck by the fact that there is a great difference between the two groups of reports. It seems to be an exception if a Mallard older than two years is caught in a duck decoy – Table 1 – and when it occurs it happens in severe winters. And yet many of them are still alive for we get reports of the same group being shot or killed by accident as is shown in Table 2. This may be explained by accepting that experience does not protect Mallards sufficiently against the dangers of shooting and accidents, but it does protect them against the danger of being captured in decoy-pipes. So experienced Mallards can go safely to the decoy-ponds. I believe that this is the origin of the so called lead and it implies a considerable age of these birds.

The Dispersal Mechanisms of some Birds

JAMES FISHER
Ashton, Northampton, England

The word "dispersal" has come to be used generally to describe the expansion of the range of a bird species, usually after breeding, in no particular direction. The analysts have examined a bird's seasonal spread, and have found themselves unable to classify it as a shift in space, a movement of the population to a *different* area and range from that in which it bred; instead they have regarded it as a scattering, an extension of range outward in all directions around the home area. I do not know of any species to which this precisely applies; but it has certainly been very convenient for us to use the word "dispersal" when we have not been able to say, through lack of knowledge, what really happens. I do not think we should use the word "dispersal" in this sense.

Nor do I think that we should use the word dispersal, or rather dispersal mechanism, to describe the bird's well-known organs of locomotion, its wings and feet, by which it can fly, swim or walk. I have read many books and papers in the last few years from which it would be scarcely possible to guess that birds fly, swim or run. But of course we know very little about how they do so.

The environment of every species of bird is continually changing, and its population continually turning over (if I may use an expression from the science – or should it be the art? – of accountancy). Should we not use "dispersal" to describe the process by which birds take the opportunities for maintaining or altering their range, presented to them by ecological change, birth and death? And may I use "organ" in the new broad sense, to describe not only anatomical but also behaviour organs? If so, then dispersal mechanisms, or dispersal organs, are the arrangements in the birds' make-up which enable them to take these opportunities.

Dispersal (using the word in this sense) is of two kinds, passive and active. Much recent work has shown that passive dispersal plays a greater part in the distribution of species than has hitherto been thought. Everybody knows scores of examples of man-aided dispersal. Deliberately, or by accident, man has introduced species into countries to which they have been incapable of flying, swimming or running. About 10% of the British vertebrate fauna is introduced, and at present upwards of a dozen introduced bird species have established themselves, or are on the verge of doing so. Everybody knows that New Zealand has a couple of dozen and more species successfully established after introduction by man. *Sturnus vulgaris* and *Passer domesticus* have conquered much of North America in half a century, and parts of other new continents, too. Of these, the dispersal mechanism has been free transport, with a foundation of preadaptation.

Besides man, the chief agent of passive dispersal has been wind-drift, in the sense described by WILLIAMSON (1955) at this Congress. We must give credit to SALOMONSEN

of Denmark and WILLIAMSON of the Fair Isle for the awakening of our understanding of the possibilities of a drift-dispersal of preadapted species. Everybody now knows of the spectacular colonisation of Greenland in 1937 by *Turdus pilaris* from Norway, described by SALOMONSEN (1951) at the Swedish Congress. Since then *Bubulcus ibis* has also colonised the New World, probably aided by drift. And, for us all to see, are scores of small oceanic islands, in many parts of the world, isolated by hundreds, sometimes thousands of miles of sea, supporting populations of one, several and in a few cases many peculiar endemic groups or forms, descended from chance drifted species, and in many cases so peculiar that their real ancestors can only be guessed at. Hawaii (AMADON, 1950), Galápagos (LACK, 1947), Tristan da Cunha, many Pacific archipelagoes – the list could be a long one. WILLIAMS (1953) has shown how surprisingly frequent island visits can be in windy seas. Nine little islands or archipelagoes lie at an average distance of 360 and a maximum of 550 miles from Australia or New Zealand. Of the many British passerines introduced to New Zealand and Australia, mainly between 1860 and 1870, thirteen are now established in New Zealand and eight in Australia. Within thirty or forty years of their liberation many of these began to appear on the archipelagoes, and from one to ten species now breed on each. *Sturnus vulgaris*, that extraordinary, plastic bird now breeds on seven and has been seen on all nine. All this is the result of drift: and I would like to have the time to dwell on the many cases of double invasion of island by the same ancestral species. MAYR (1942) and FLEMING (1952) have listed collections of such cases[1]. There are even cases of treble invasion: thus it is believed that the three species of *Zosterops* on Norfolk Island, east of Australia, are descendants of the same mainland species, the second and third having drifted in at intervals long enough to enable the preceding colonists to evolve isolating mechanisms. The last of them is still close enough to the parent species to keep subspecific rank.

In all these cases wind has been the operative dispersal mechanism, with preadaptation as the basis of the species' success. If WILLIAMSON's thesis is correct the wind-dispersal mechanism will also have been supported by the capacity of wind-drifted birds to turn down-wind and run for it. If this mechanism exists – we can call it drift-riding – it is, of course, a dispersal mechanism.

We must now consider active dispersal, less spectacular, but certainly universal, and of course of greater biological importance. Our understanding of this process has been transformed by the marking of birds. However, bird-marking does not inevitably provide information about dispersal mechanisms. It was possible to band nearly a quarter of a million *Zonotrichia albicollis* (FISCHER and GILL, 1946) without finding out very much, though the banding of the same number of *Sterna hirundo* (AUSTIN, 1949) yielded excellent dividends. So much depends on the species, and the method of approach.

First, let us consider species which are highly resident. Except on small islands, or on mountain-tops or in marshes where island conditions exist, there are rather few such species. One of the most illuminating studies is that of ERICKSON (1938) on *Chamaea fasciata*. This species is intensely resident in the accepted sense, but it almost attains

[1] At this congress MAYR (1955) demonstrated the possibility of the colonisation of the Pantepui mountain-ranges of Venezuela by long-distance invasion, and in at least one case, double invasion.

random diffusion, or *panmixia* as ALDEN MILLER (1947) calls it, through the assumption by the young of the dispersive role. In an area containing ten or more adult territories not one banded young was subsequently found; the replacements were other young from outside. Other work on resident species confirms this important, but still only local, wandering of young.

Most of the passerine species which have been the subject of intensive banding study have been partial migrants, such as *Melospiza melodia* of the famous work of NICE (1937, 1943), *Erithacus rubecula* of LACK (1953); or total migrants such as *Hirundo rustica* (BOYD and THOMSON, 1937) or *Muscicapa hypoleuca* (VON HAARTMAN, 1949, 1951), to give examples only from territorial passerines. There are now scores of such examples. Among the territorial passerines the widely-observed phenomenon of *Ortstreue*, or return to the nest-place, seems universal. Among the non-passerines it is also the rule – even among the birds which are slow breeders and have prolonged periods of adolescence; for the colonial sea-birds AUSTIN (1949, 1951) uses the terms "site-tenacity" and "group-adherence". Late-maturing species often make special journeys in youth which they do not make when adult, but as they reach the end of their period of adolescence (during which they often live and feed beyond the range of the adults) tend to show an increasing *Ortstreue*, and try to make their first attempts at breeding at home. From a wide range of orders and families we can cite as examples *Ciconia ciconia* (SCHÜZ, 1949), *Pandion haliaetus* (ÖSTERLÖF, 1951), the Sphenisci and the Diomedeidae (RICHDALE, 1949–52) and *Fulmarus glacialis* (FISHER, 1952). Only among the Anatidae does there appear to be an important lack of *Ortstreue*, and a phenomenon which THOMSON (1923) has christened "abmigration", which is, of course, another kind of dispersal mechanism.

But among migrants the situation is not simple. The more we examine it by means of ringing and direct observation, the more do we find that the phenomenon of differential migration is almost universal. We commonly find partial migration, in which elements of the population migrate while others do not. Sometimes these elements comprise part of the female population, though no adult males, as LACK has shown with *Erithacus rubecula*. Perhaps more often they comprise some or even all of the young. We also widely find another kind of differential migration, in which some elements make journeys for different distances and in different directions from the others and at different times. This particularly applies to young birds. Of many species the young make journeys in their autumn of birth at first toward the poles instead of the equator. Of many others the young go equatorially far beyond the adults, or go to special places beyond the range of most adults; e.g. young *Sula bassana* to north-west Africa and far into the Mediterranean, and young Greenland and British *Fulmarus glacialis* to the Newfoundland Banks. Unfortunately young *F. glacialis* are practically indistinguishable from their parents, but for reasons which I have already published (1952) I believe that they feed at special ocean nurseries of their own. The converse process is shown by some young waders which in spring go *less* far north than their parents.

This property of differential migration must be innate (LACK, 1944), and I believe that it serves also as a dispersal mechanism, which has the function of keeping the species, or at least those elements of it likely to pioneer, in touch with the biological opportunities at the edge of the species' range; and I mean both breeding and winter range, for selection-

pressure has no respect for time or place, and is probably at its highest both when birds are feeding young and subject to the worst hazards of winter. I think it is perhaps relevant to point out that such birds as *Actitis hypoleucos* and *Hirundo rustica* do, from time to time, breed in their winter range. Moreover, the antarctic species *Catharacta skua*, a great wanderer, has outpost colonies in the North Atlantic; and *Rissa tridactyla* has colonies in Newfoundland. Studies of the differential migration of the latter show that many young marked by Russian workers on the Murmansk coast both winter and summer on the Newfoundland Banks. Is it too much to suggest that this dispersal mechanism, this special wandering of the young of the two sea-bird species I have mentioned, skua and kittiwake, has gained them extensions of their breeding-range in what was previously the periphery of their winter-range?

If the phenomenon of differential migration is innate, and also constitutes a dispersal mechanism, can we say the same of the more subtle, but perhaps more important dispersal that takes place when *ortstreue* species regain their home? Dispersal there certainly is, as every worker has shown. But what causes it? I would like to suggest (without any great claim to originality) that this dispersal is not due to an innate disposition, but to the territorial system. If we are still looking for functions for this system, might this be one of them? Elsewhere (FISHER, 1954) I have suggested that territories may have the function of attracting birds to a "neighbourhood", which is a social function. Birds are not, I believe, distributed altogether evenly, or even according to the best ecological principles, but in clumps, or clones if you like, of territories. A group of passerine territories resembles a group of social sea-birds' nests, I believe, more than even the late ELIOT HOWARD (1920) thought. So the term "group adherence", used by AUSTIN for Sternidae might just as well apply to Turdidae or Sylviidae or Parulidae. And just as young sea-birds home to the colony of their birth, so do passerines home to the territory of their birth. They meet with a reception, the displays of the entrenched occupants. Upon them this reception has a differential effect. If they have nested there before, this is an "encouraging" effect; but if they are young, it is a "discouraging" effect. Unless their drive exceeds a certain threshold, the young go elsewhere. If they are sea-birds they manage to get a place on their home colony's periphery; or join a smaller, neighbouring colony; or even found a new one. If they are passerines, they find the nearest place they can, even if they have to go so far that neither Miss ERICKSON nor Mrs. NICE nor Dr. LACK nor Dr. VON HAARTMAN nor anybody else can find them.

It is impossible to cover the problem further in a short communication; but I would like to make a suggestion that might throw further light on it. It is that we study the elements of bird populations that are making territories and colonies at the end of species' range. Do we find that, in ranges that are withdrawing, these elements consist primarily of conservative adults; do we find that, in increasing ranges, the young are at the edge? And what do we find if a space is cleared in the middle of a range? I do not think we can answer these questions very well yet. To take the first question first, an interesting natural experiment was created recently when much new land (the North-west Polder) was reclaimed in the Zuider Zee (MÜLLER, 1944). Three wader species, *Recurvirostra avosetta*, *Charadrius alexandrinus* and *C. dubius*, colonised the remotest parts of the polder at once, in the first year; and certainly the first two of these consisted of birds which were

probably one year old. STEWART and others (1951) shot 80 per cent of the natural population of a 400-acre spruce-fir bird community. A continuous influx of birds from outside brought the population almost to the norm in the same season; and there was a particularly great influx of males. Unfortunately we do not certainly know how many males of this hidden reserve were young.

Perhaps better evidence comes from the study of the vanguard of some of the species that have been specially studied in recent years because of the remarkable increase in their range. In the last two hundred years *Fulmarus glacialis* has colonised most of Iceland, all the Faeroes, and all Britain. Overwhelming, though circumstantial, evidence (FISHER, 1952) shows that the pioneers are young birds. Less good is the evidence from the even more spectacular spread of *Streptopelia decaocto* (FISHER, 1953), for it breeds in its first year; certainly some of the pioneers have been young – marked birds have made great journeys, though not necessarily in the same direction as the main trend of the great 1200-mile spread in 20 years. In a paper to this congress, FITTER (1955) has shown that some at least of the pioneer *Phoenicurus ochruros* in Britain are young birds, and he shows no evidence that any of the leaps are performed by birds that have previously bred, though some of the occupants of advanced territories have been in full plumage. *Bubulcus ibis* has crossed the Atlantic from Africa to northern South America perhaps by drift, and has there increased at a geometrical rate, and spread across the Caribbean to nest, now, in Florida. Advance pioneers (we must call them that) have reached New England, and last autumn one was even taken on the Newfoundland Banks. It was a young bird. These pioneers of eastern North America are turning up in such numbers that we may rule out the explanation that they all got there by drift.

In special cases the pioneers may be females (as some of VON HAARTMAN's *Muscicapa hypoleuca*). And of course adults will change their breeding-places, though as far as the evidence goes, *only under special environmental circumstances*. But we are really overwhelmed by the young, wherever we look. Biologically speaking, there is probably a greater risk in pioneering than in staying at home; but once the risk is run the dividends must be so good that the existence of this pioneering element is favoured by natural selection. A pioneer young bird gains useful experience in travel (if it survives the travel) and has a good chance of finding a nest-site. A conservative young bird that has not travelled may be more likely to reach its breeding-age, but then less able to get a proper nest-site or food for its young. Probably there is a balance of selective advantage between conservatism and the pioneering capacity that fluctuates with climatic and ecological conditions, just as there may be between conservatism and migration among partial migrants.

I scarcely have to advise students of population dynamics and ecology to study the edges of birds' ranges, just as the young birds do. Both ornithologists and young birds already find these places well worth a visit.

REFERENCES

Amadon, D. (1950): Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. *95:* 157–262.
Austin, O. L. (1949): Bird-Banding *20:* 1–39.
– (1951): Bird-Banding *22:* 1–15.
Boyd, A. W., and Thomson, A. L. (1937): Brit. Birds *30:* 278–287.
Erickson, M. M. (1938): Univ. Calif. Publ. Zool. *42:* 247–334.
Fischer, R. B., and Gill, G. (1946): Auk *63:* 402–418.
Fisher, J. (1952): *The Fulmar.* London.
– (1953): Brit. Birds *46:* 153–181.
– (1954): *Evolution and Bird Sociality*, in: Huxley and others, q.v.
Fitter, R. S. R. (1955): Acta XI Congr. Int. Orn.: 443–445.
Fleming, C. A. (1952): New Zealand Sci. Rev. No. *6:* 86–87.
Haartman, L. von (1949, 1951): Acta Zool. Fenn. *56:* 104 pp.; *57:* 60 pp.
Howard, H. E. (1920): *Territory in Bird-Life.* London.
Huxley, J. S., and others (1954): *Evolution as a Process.* London.
Lack, D. (1944): Brit. Birds *37:* 112–130, 143–150.
– (1947): *Darwin's Finches.* Cambridge.
– (1953): *The Life of the Robin.* London, 3rd ed.
Mayr, E. (1942): *Systematics and the Origin of Species…* New York.
Mayr, E. and Phelps, W. H. (1955): Acta XI Congr. Int. Orn.: 399–400.
Miller, A. H. (1947): Evolution *1:* 186–190.
Müller, J. (1944): Limosa *17:* 55–63.
Nice, M. M. (1937, 1943): Trans. Linn. Soc. New York *4:* 247 pp.; *6:* 328 pp.
Österlöf, S. (1951): Vår Fågelv. *10:* 1–15.
Richdale, L. E. (1949–1952): Biol. Monogr. Dunedin. New Zealand. Nos. 1–4.
Salomonsen, F. (1951): Proc. Xth Int. Orn. Congr.: 515–526.
Schüz, E. (1949): Vogelwarte *2:* 63–78.
Stewart, R. E., and others (1951): Auk *68:* 471–493.
Thomson, A. L. (1923): Brit. Birds *16:* 262–276.
Williams, G. R. (1953): Ibis *95:* 676–692.
Williamson, K. (1955): Acta XI Congr. Int. Orn.: 179–186.

The Spread of the Black Redstart as a Breeding Species in England

R. S. R. Fitter
Chinnor, Oxford

The black redstart (*Phoenicurus ochruros*) has been spreading northwards over Germany for the past 150 years or more (Niethammer, 1937). There is no record of it in the British Isles before about 1819 (Walpole-Bond, 1938), and it is tempting to attribute the bird's appearance as a winter visitor on the south-west coasts of England and Ireland in the second quarter of the 19th century to drift migration across the North Sea from this increasing population inGermany. Certainly the only two ringing recoveries of black redstarts between Britain and the Continent refer to one ringed as a young bird in Saxon Anhalt in July 1951 and recovered in the Yorkshire coast in the following October, and another, ringed as a drift migrant in Scotland in April 1953, that was recovered in the Harz Mountains two months later.

Except for an isolated breeding record at Durham in 1845 (Temperley, 1946), the history of the black redstart in the British Isles during the 19th century was confined to its increase as a passage migrant and winter visitor. In 1909 there was a second breeding record on the coast of Sussex, and in 1923 the continuous colonisation began when two more pairs nested within a few miles of each other on the same stretch of Sussex coast (Coward, 1924; Cooke, 1948). For the first ten years an average of three to four pairs bred each year, mainly in the south-east corner of England, but towards the end of the period a small colony appeared in Cornwall (Witherby *et al.*, 1938). In the second ten years, 1933–1942, the average number of breeding pairs was five to six, and towards the end of this period the number of breeding pairs began to increase, and unmated males began to occupy and sing in territories in various places. In 1942 there was a sudden spurt, and more than forty such unmated males were recorded, a great many of them in London. The bombing of London and other towns had about that time provided a great deal of suitable rough, rubbly ground for black redstart territories. In 1943 the number of known breeding pairs increased to 21, but after this numbers fell for a few years, though owing to the war a number of breeding pairs were doubtless overlooked. From 1948 onwards, however, the number of breeding pairs increased again, and has remained at somewhere between 25 and 35. At the same time the number of unmated males occupying territories tended to decrease, as these figures show.

At present the great majority of British breeding black redstarts are to be found in an urban environment, though occasional pairs nest in cliffs and other natural sites. The towns most favoured are London and Dover, and various others on the south and south-east coasts between Great Yarmouth and Hastings. Sporadic attempts have been

made to colonise inland towns, pairs having bred in Birmingham and Rotherham (Yorks), and unmated males occupied territories in Bristol, Cardiff, Liverpool, Hull, Sheffield, and Edinburgh. An interesting feature of the early colonisation of England by the black redstart has been the way in which colonies have persisted in a town for a few years and then died out. One such colony was in Cambridge in most years from 1936 to 1943, and the original site between Hastings and Winchelsea in Sussex has been occupied and abandoned several times in the past 45 years. Sometimes a colony will work up to three or four or more pairs, and yet will fade right out within a year or two. Evidently the part played by chance in the survival of individuals forming such a colony, and so of the colony itself, is a large one.

There has been much speculation as to the mechanism by which a spreading bird species increases its range. LACK (1954), for instance, has suggested that normally "dispersion is probably due mainly to those individuals seeking breeding stations for the first time". The black redstart is a particularly suitable bird in which to study this problem, in that not all males assume the full breeding plumage in their first year. The bird indeed seems to be in a very unstable stage of evolution in this respect, for breeding males can be found in almost every plumage intermediate between the first winter, which is hardly distinguishable from the female, and the full adult male breeding plumage, which is almost jet black except for the fiery tail and the white wing-patch.

An analysis of those British breeding records for which the plumage of the male has been described shows that, in the early stages of colonisation at least, the successfully breeding males in fully adult plumage were about 2 ½ times as numerous as those in incomplete or semi-juvenile plumage. This is perhaps only to be expected, because unless there was substantial advantage to the male in assuming the full plumage that plumage would never have evolved. If we turn, however, to the records of unmated males occupying territories – since these have song-posts often on tall buildings it is not always easy to determine the plumage of the bird – we find that the proportions are reversed, and approximately twice as many birds were in the immature plumage as were in the fully adult plumage. This suggests that birds in both plumages dispersed and occupied territories, but that those in the full plumage were more successful in finding mates. Presumably it is only in conditions of expanding population that males in the immature plumage can at all satisfactorily compete with males in the fully adult plumage in this respect.

A last interesting problem is why the colonisation of England having begun slowly, mainly with birds in fully adult plumage, took a new turn about 1940 with an influx very largely composed of males in immature plumage. It is very probable that some males in immature plumage occupying territories before 1940 were overlooked, but the increase was so spectacular that it seems certain that it was a real one and not a reflection of deficiencies of observation.

Much of the information on which this paper is based was collected through the Black Redstart Inquiry of the British Trust for Ornithology, of which the author is organiser, and his best thanks are due to the many members of the Trust who have helped in this way.

REFERENCES

Cooke, R. (1948): Brit. Birds *41:* 46.
Coward, T. A. (1924): Brit. Birds *18:* 76.
Fitter, R. S. R. (1944–50): Annual Reports on the Black Redstart Inquiry. Brit. Birds.
Niethammer, G. (1937): *Handbuch der deutschen Vogelkunde*, vol. 1. Leipzig.
Temperley, G. W. (1946): Brit. Birds *39:* 110.
Walpole-Bond, J. (1938): *A History of Sussex Birds.* London.
Witherby, H. F., *et al.* (1938): *The Handbook of British Birds*, vol. 2. London.
Witherby, H. F., and Fitter, R. S. R. (1942): Brit. Birds *36:* 132.

Changes of Certain Sea Bird Populations along the New England Coast of North America

Alfred O. Gross
Brunswick, Maine, U.S.A.

During the past fifty years extraordinary changes in the populations and nesting ranges of some of the sea birds has taken place on the New England Coast of North America.

The northern part of this coast line, that which comprises the State of Maine, there are many long finger-like projections of land, formed by glaciation, that extend well out to sea. Between these projections there are corresponding long narrow inlets, coves and bays which are literally dotted with islands. There are more than two thousand islands of varying size that support a substantial growth of trees, chiefly spruces, and other vegetation. In addition there are countless numbers of smaller barren islands and rocky ledges. Great numbers of sea birds have taken advantage of the excellent nesting sites, and the isolation from enemies provided by these islands especially those lying well out to sea. Here we have such birds as the American Eider, *Somateria mollissima dresseri* Sharpe, Leach's Petrel, *Oceanodroma leucorrhoa leucorrhoa* (Vieillot), Black Guillemot, *Cepphus grylle grylle* (L.), as well as terns, gulls and cormorants nesting in countless numbers. We also have a few of the northern species such as the Atlantic Puffin, *Fratercula arctica arctica* (L.) and Razor-billed Auk, *Alca torda* L. meeting with southern species such as the Laughing Gull, *Larus atricilla* L. and the Roseate Tern, *Sterna dougallii dougallii* Montagu.

The relative numbers as well as the nesting range of these birds have undergone spectacular changes due to direct and indirect influence by man and to competition among the birds themselves. There are other factors that have been involved in bringing about these changes.

Let us first take the Herring Gull, *Larus argentatus smithsonianus* Coues and the terns as examples. We have three species of terns: the Common Tern, *Sterna hirundo hirundo* L., the most abundant, the Arctic Tern, *Sterna paradisaea* Brünn., which has invaded the New England coast from the north, and the Roseate Tern, *Sterna dougallii dougallii* Montagu which is more southern in its distribution. Since all three species of these terns often nest in the same colony it will be convenient to speak of the group as terns without the use of specific names. The terns were common inhabitants of the entire New England coast and the Herring Gull of eastern Maine since early colonial days and nested on many of our islands.

However all of these species suffered greatly toward the end of the 19th century at the hands of man. Thousands of the birds were killed and whole car and boat loads of the feathers were shipped to Boston, New York, Paris and other centers where the

feathers were eagerly sought to adorn the hats of fashionable ladies of the time. Many of the colonies were plundered by egg hunters who collected the eggs for food or to be sold in the markets. The greed for profit was so great that these birds were in danger of being exterminated. At the turn of the century favorable legislation was passed for their protection initiated primarily by the National Audubon Society of America. Certain islands inhabited by the gulls and terns were purchased and set aside as bird sanctuaries and wardens were employed to guard against the few lawless persons who continued their depredations in spite of the regulations. As the result of this protection the gulls and terns quickly rallied and by 1925 had become reestablished at most of the islands where they had formerly nested.

After 1925 the Herring Gull multiplied very rapidly and this large and more aggressive bird not only increased in numbers on the long established colonies but spread to other islands many of which were occupied by the smaller terns. Island after island which had been exclusively occupied by the terns were invaded by the Herring Gulls and the terns were forced to leave. By 1935 there were comparatively few tern colonies left on the Maine coast. The small Laughing Gull which had also nested on a dozen different islands was entirely extirpated as nesting bird on the Maine coast by 1940.

The Herring Gull has not only increased tremendously in numbers but it has also extended its nesting range far to the southward on the American coast. In the past ten years it has established prosperous colonies in southern New England and as far south west as Long Island, New York, where it had never been known to nest before. On Gardner's Island, New York, there is a colony of 4000 Herring Gulls and there are several islands near Long Island that contain over a thousand pairs. In 1951 and 1952 several nests of the Herring Gull were discovered even farther southward on the New Jersey coast and today it is well established there as a nesting species. How far beyond the New Jersey coast the nesting range of this gull will be extended remains for the future to determine.

Another gull, the large northern Black-backed Gull, *Larus marinus* L., nested on the Maine coast for the first time in 1928. Since that date this gull like the Herring Gull has made a phenomenal increase. By 1945 the Great Black-backed Gulls were nesting on over one hundred islands on the Maine coast and recently has extended its range to southern New England. At present a few are nesting as far southwestward as Cartwright Island, New York State. The majority of the islands selected by the Great Black-backed Gull are those also occupied by the Herring Gulls. Although we have thought of the Black-backed Gull as somewhat solitary in its nesting habits some of the islands now have 200 to 300 pairs and are actually displacing the Herring Gulls and playing havoc with other species such as the Eider Ducks on certain islands.

The striking succession of birds is well illustrated by Muskeget Island lying off the coast of Massachusetts where we have records of sea bird populations for over one hundred years. During the first part of the 19th century Muskeget contained the largest tern colony on the Atlantic coast and no other birds nested there in large numbers. In the latter part of that century the Laughing Gulls invaded the island and in the course of twenty years became well established with a reported number of 20,000 birds. The terns at that time though diminished in numbers continued to maintain a foot hold.

In 1910 Herring Gulls were seen there during the summer months and were found nesting a few years later. By 1925 the Herring Gulls were well established on Muskeget Island. From that time on the Herring Gulls increased much more rapidly than the terns and laughing gulls much to the serious detriment of the latter. By 1947 the Herring Gulls had increased to a population of 16,000 whereas the Laughing Gulls were reduced to less than 6000 and the terns to less than a thousand individuals. By 1953 the Herring Gulls had increased to 20,000 and today not a tern is to be found nesting on this once the largest tern colony on the American coast. Only a few Laughing Gulls remain but they are now destined to go. The Great Black-backed Gull has taken up residence on Muskeget Island and the island is apparently following the pattern of succession that has taken place on so many Maine islands: terns and Laughing Gulls followed by Herring Gulls and finally the Black-backed Gulls taking over. There is such an abnormal over population of Herring and Black-backed Gulls that the U.S. Fish and Wildlife Service has found it necessary to control the numbers of gulls in response to numerous complaints from farmers, the fishing industry and other interests. It seems paradoxical that a bird we did so much to protect in 1900 has now to be controlled fifty years later.

Another bird which has invaded the New England coast from the north is the Double-crested Cormorant, *Phalacrocorax auritus* (Lesson). The first nests of this species in recent years were discovered on the Maine coast in 1925. This bird like the two gulls has so greatly increased in numbers that today it ranks second in abundance only to the Herring Gull. I have found the cormorant nesting on more than 75 Maine islands and it has also extended its nesting range southward to islands off the Massachusetts and Rhode Island coasts in southern New England. This bird does not seem to interfer with the other sea birds but the great over population is proving a menace to the fishing industry so that it is now included in the control program of the U.S. Fish and Wildlife Service.

The Eider Duck, *Somateria mollissima dresseri* Sharpe is a bird that has nested continuously on the eastern Maine coast but was at a very low ebb in 1900. Since that time in spite of the competition of the Herring and Black-backed Gulls it has increased in numbers and extended its range to southern Maine where in 1952–53 I discovered nests on islands south of Portland Harbor where it had never nested in the past.

The birds I have mentioned serve as examples of a trend in sea bird populations along the American coast. Changes in climate cannot account for it. The tendency of certain birds to extend their ranges to the northward has been thought by certain ornithologists to be due to a general moderation of the climate, but certainly this does not apply to species moving to the southward. I believe these birds have been able to increase so greatly because of their extreme adaptability to their environment and aided by the protection provided by man. The Herring Gull primarily a fish eating bird has altered its food eating habits, depending more and more on waste food from the many cities and towns of the increasingly populous New England coast. During the breeding season when competition for food is most acute it has even turned to vegetable food such as blue berries, *Vaccinium angustifolium* Aiton. From the eastern Maine coast we have had numerous complaints from the blue berry farmers who claim great losses from the thousands of gulls that descend on their crops eating much of the fruit and making the

remainder unfit for human consumption. Any bird which is so adaptable is bound to succeed and of this we have many examples among land birds as well as sea birds.

It is interesting to note that there is a parallel to this increase and southward extension of the nesting range of some of the sea birds on the European coast. The Fulmar, *Fulmarus glacialis glacialis* (L.) has extended its breeding range in recent years to include all of the British Isles and Dr. Kunt Rom, Secretary General, Oslo, Norway informs me the gulls have become so numerous and menacing on the Norway coast that they are considering a control by spraying the eggs with an oil emulsion such as has been done in America.

In addition to the great adaptability of the species of sea birds mentioned these changes in populations may be of a cyclic nature, due to factors at present not clearly understood. If that be true then we are experiencing an upward trend in the cycle which in the future will descend after the peak has been reached.

The most remarkable fact is that the center of many of our sea bird populations is rapidly moving to the southward.

Clutch Size in Polygamous Species

Lars von Haartman

Zoological Institute of the University, Helsingfors

Some species of birds have a definite clutch size. Thus most Gulls lay 3 and most Waders 4 eggs. But even in species where the number of eggs is variable, such as the Passerine birds, there is a certain typical average. In general Chaffinches lay fewer eggs than Pied Flycatchers, and Pied Flycatchers fewer than Great Tits. It can hardly be doubted that these differences are inherited. How have they arisen?

Two different explanations have been given. The one states that birds lay clutches as great as they can nourish (Hesse, Lack). Let 5 be the average clutch size in a population of a bird species. Now it is quite clear that individuals laying 4 eggs will produce less offspring, so that this behaviour is rapidly eliminated by natural selection. Six eggs, again, would be so much that the parents could not nourish the young satisfactorily. Hence clutches of 6 would, in reality, produce less offspring than clutches of 5. This explanation may be called the *theory of interindividual selection.*

The second explanation states that a certain number of eggs is needed to compensate for the average mortality of the species (Kipp, Allee *et al.*, Wynne-Edwards). According to this theory clutches of six would produce too many offspring. The population would increase too much and finally die out, whereas a population laying clutches of 5 would maintain an optimal density. Thus populations, not individuals, are said to compete with each other, and the theory can be called the *theory of intergroup selection.*

The theory of interindividual selection is simpler, but neither theory has been commonly accepted. Unfortunately, most of the evidence used to prove one or the other theory seems to be ambiguous. An example may make this clear. Parasitic species are supposed to suffer heavy losses of eggs and young. According to the theory of intergroup selection they compensate for this mortality by producing a great number of eggs. Amongst birds this holds true with the Cuckoo. However, the extraordinary clutch size of the Cuckoo can equally well be explained on the theory of interindividual selection. The Cuckoo does not lay more than one egg in each host's nest, so that there is no danger of the young being undernourished, even if there be 10 or 15 young from a single female Cuckoo.

Searching for more unambiguous evidence to solve the problem of adaptation of clutch size, I noticed the clutch size in polygamous species. We know pretty well that in most monogamous birds escapades sometimes occur. These species do not interest us in this connection, but rather species in which polygamy is widespread so that the female is often or always forced to nourish the young unaided by the male.

Studies of the Pied Flycatcher (von Haartman) and the House Wren (Kendeigh) show that solitary females are able to a certain extent to compensate for the work which

should be done by their mates. But even in clutches of average size they feed the young less frequently than pairs do, even if much oftener than one partner of a pair (see Figure 1).

In a few bird genera or families there are both strictly monogamous and polygamous species. Our problem is now whether the polygamous species lay a reduced clutch (as

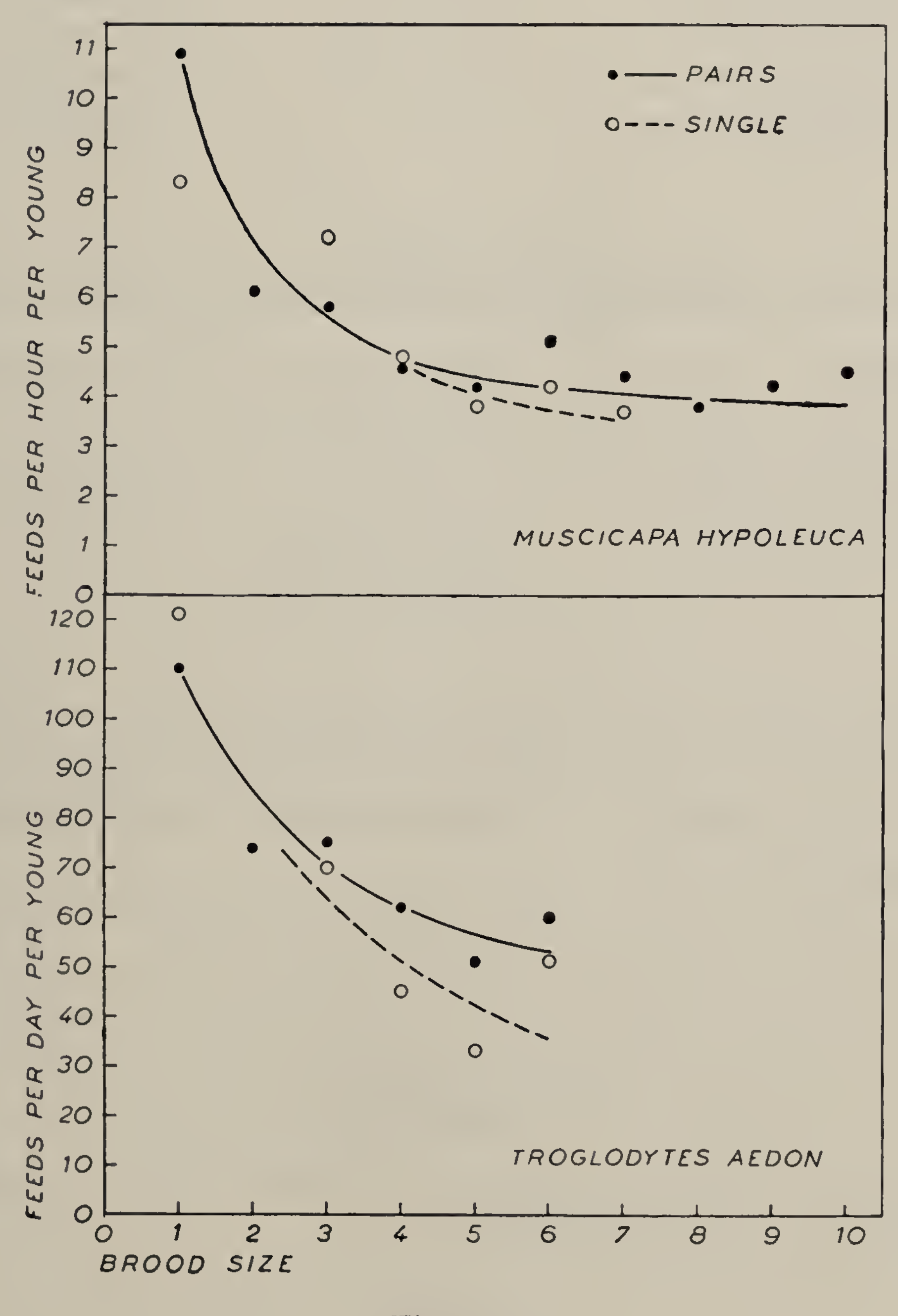


Figure 1.

must be expected according to the theory of interindividual selection) or not (as must be expected according to the theory of intergroup selection).

The best known example of so-called simultaneous polygamy is the Corn Bunting[1]. The role of the male in the nourishment of the young seems to be of secondary importance, and the same is said to hold true for the Cirl Bunting, although the latter is not known to be polygamous. Other species of the genus *Emberiza* are monogamous, and the male aids his mate in raising the young. No obvious difference as to clutch size can be found, however.

[1] References are given in a more detailed work, Acta Zool. Fenn. *83*.

TABLE 1

Clutch Size and Sharing of Feeding in some *Emberiza* Species

Species	Clutch size	Sex which feeds
Emberiza calandra	3–5 (6)	mostly ♀
Emberiza citrinella	3–4 (5)	♀ and ♂
Emberiza cirlus	(2) 3–4 (5)	mostly ♀
Emberiza schoeniclus	4–5 (6)	♀ and ♂
Emberiza hortulana	4–6	♀ and ♂

TABLE 2

Clutch Size and Sharing of Feeding in some *Phylloscopus* Species

Species	Clutch size	Sex which feeds
Phylloscopus collybita	(3) 6 (7)	mostly ♀
Phylloscopus bonelli	5–6	sometimes only ♀
Phylloscopus sibilatrix	(5) 6–7 (8–9)	♀ and ♂
Phylloscopus trochilus	(4–5) 6–7 (8–9)	♀ and ♂

In the Chiffchaff the male is said mostly to neglect his offspring. The cause can hardly be polygamy, which does not seem to be especially frequent. In other *Phylloscopus* species the male aids his mate more frequently. The clutch size in the Chiffchaff is about the same as in the other species, however.

In the species of Wrens the role of the male varies greatly. Polygamy is frequent in *Troglodytes troglodytes* and *Telmatodytes palustris*. In some other species the female alone is said to feed the young, the marriage relations being, however, unknown. No correlation between clutch size and help offered by the male can be established.

In the *Icteridae*, too, species occur in which the female feeds the young unaided, and others in which both parents share the work. Perhaps there is some correlation with clutch size, but it is by no means striking.

TABLE 3

Clutch Size and Sharing of Feeding in some Wrens

Species	Clutch size	Sex which feeds
Troglodytes troglodytes	(5) 6 (7)	mostly ♀
Troglodytes aëdon	(3) 6–7 (9)	♀ and ♂
Thryomanes bewickii	(4) 5–7 (11)	♀ and ♂
Thryothorus ludovicianus	(4) 5 (8)	♀ and ♂
Heleodytes brunneicapillus	4 (7)	♀ and ♂
Telmatodytes palustris	(3) 5 (10)	only ♀; after fledging of young also ♂
Cistothorus platensis	(4) 7 (8)	♀
Catherpes mexicanus	(4) 5–6	♀
Salpinctes obsoletus	(4) 5–6 (7–10)	♀ and ♂

TABLE 4

Clutch Size and Sharing of Feeding in some Icterids

Species	Clutch size	Sex which feeds
Xanthocephalus xanthocephalus	3–5	♀
Agelaius phoeniceus	3–5	♀
Agelaius tricolor	1–4	mostly ♀
Cassidix mexicanus	3–5	♀
Icterus galbula	4–6	♀ and ♂
Sturnella magna	4–6	♀ and ♂

The best example of a successive – and also very successful – polygamy is *Remiz pendulinus*. The male only builds nests and displays, and lets the female care for the young unaided. The clutch size is, however, 5–8, mostly 7, but even 9–10 occurs. A well-known German handbook speaks of "die zahlreichen Jungen" (NIETHAMMER). *Auriparus flaviceps*, another species belonging to the Remizinae, lays only 4–5 eggs, more often 4, in spite of both parents feeding the young together.

In theorizing about the ways of natural selection we should be indeed very careful, and I do not wish to claim that the question of adaptation of clutch size is in any way solved by these findings. But it is not very easy to see how we could explain, for instance, the clutch size of *Remiz pendulinus* according to the theory of "interindividual selection". Either the nesting-place of *Remiz* must be a "Schlaraffenland", where food is unrestricted, or the *Remiz* female is the most skilful bird in the world at finding food, or the clutch size is wholly unadapted. None of these explanations seems very attractive.

REFERENCES

ALLEE, W. C., EMERSON, A. E., PARK, O., PARK, TH., and SCHMIDT, K. P. (1949): *Principles of Animal Ecology*. Philadelphia and London.

HAARTMAN, L. VON (1954): *Der Trauerfliegenschnäpper*. III. Acta zool. Fennica *83:* 1–96.

HESSE, R. (1924): *Tiergeographie auf ökologischer Grundlage*. Jena.

KENDEIGH, S. C. (1952): *Parental Care and its Evolution in Birds*. Illinois biol. Monogr. *22:* 1–356.

KIPP, F. (1948): *Über die Eierzahl der Vögel*. Biol. Zbl. *67:* 250–267.

LACK, D. (1947–1948): *The Significance of Clutch-Size*. I–III. Ibis *89:* 302–352; *90:* 25–45.

– (1950): *Family-Size in Titmice of the Genus Parus*. Evolution *4:* 279–290.

NIETHAMMER, G. (1937): *Handbuch der deutschen Vogelkunde*, vol. 1. Leipzig.

The Calculation of Mortality Rates from Ringing Data

J. B. S. HALDANE
London

LACK (1951) showed how to calculate the rate of mortality in a bird population from the numbers of ringed birds of different ages recovered over a series of years. However his method is only applicable when all the birds ringed as nestlings in a given year have died. Thus the oldest *Vanellus vanellus* recovered was in its 14th year. Hence we only have complete data on the survival of birds ringed as nestlings before 1940, and data accumulated since then cannot be used. For this reason no satisfactory estimates exist on the survival of long-lived birds, such as *Sula bassana*, of which some individuals may well live for 25 years or more.

I show here that an extension of LACK's method enables us to use «incomplete» data, and that in fact the data on lapwings ringed since 1940 yield the same estimate as those for birds ringed between 1909 and 1940.

First consider the complete data. Following LACK, we neglect birds picked up in their first calendar year of life, and count the age of any bird picked up between its first and second January 1st as one year, and so on. Let N be the total number of birds picked up, and d_x the number picked up their x-th year. Then if s be the annual survival rate, so that $1 - s$ is the annual mortality rate, the expected value of d_x is

$$\mathcal{E}(d_x) = s^{x-1}(1-s)N.$$

For we expect $(1-s)N$ birds to have died in their first year, $s(1-s)N$ in their second year, and so on. To apply the method of maximum likelihood (HALDANE, 1953) we must differentiate the logarithm of the likelihood,

$$L = \sum_{x=1}^{\infty} d_x \ln[s^{x-1}(1-s)N].$$

$$\frac{dL}{ds} = s^{-1}\sum(x-1)d_x - (1-s)^{-1}\sum d_x = 0$$

whence we derive an unbiassed and efficient estimate of s, namely

$$\hat{s} = \frac{\sum(x-1)d_x}{\sum x\,d_x} = 1 - \frac{N}{\sum x\,d_x} \quad (1)$$

or

$$1 - \hat{s} = \frac{N}{\sum x\,d_x},$$

which is LACK's formula.

The standard error of this estimate is

$$\sigma = (1-\hat{s})\left[\frac{\hat{s}}{N}\right]^{1/2}. \tag{2}$$

The values of d_x for all *Vanellus vanellus* ringed in Britain before 1940 are given in Table 1. Hence

$$\hat{s} = 1 - \frac{607}{1785} = 0{\cdot}6599 \pm 0{\cdot}0112.$$

To check the validity of LACK's conclusion that deathrate is independent of age I calculate the expected values of d_x and their differences Δ from the observed values, using the approximation $s = 0{\cdot}66$. The sums of the squares of these values divided by the expectations give $\chi^2 = 8{\cdot}04$ for 9 degrees of freedom. It is clear that the fit to LACK's hypothesis is excellent.

The data for birds ringed since 1939 are given in Table 2. I have omitted the data for the year 1953, which may not yet be complete. k is the greatest age at which a bird could have been recovered. n_k is the total number of birds recovered in a year. The numbers in the main body of the table are the numbers of birds ringed in a given year and recovered at a given age. Thus 3 birds were ringed as nestlings or fledgelings in 1948 and recovered in 1952, at the age of 4 years. Some more birds ringed in 1948 will probably be recovered. The line on the right shows the limitations of the table. The bottom row gives the totals d_x. If we applied LACK's method without correction to this table we should find

$$N = 120, \quad \sum x\, d_x = 137, \quad \hat{s} = 0{\cdot}493,$$

which is much too low a value. The correct method is as follows.

Let $d_{x,k}$ be the number of birds ringed in a year when the latest age at which they could be recorded is k, and picked up in the x-th year of their lives. Then

$$n_k = \sum_{x=1}^{k} d_{x,k}, \quad d_x = \sum_{k=1}^{12} d_{x,k}.$$

The expected value of $d_{x,k}$ is

$$\mathcal{E}(d_{x,k}) = \frac{(1-s)\, s^{x-1}\, n_k}{1-s^k}.$$

Hence the logarithm of the likelihood is

$$L = \sum_k \sum_{x=1}^{k} [\ln(1-s) + (x-1)\ln s - \ln(1-s^k)]\, d_{x,k}$$

and

$$\begin{aligned} \frac{dL}{ds} &= \sum_k \sum_{x-1}^{k} \left[\frac{-1}{1-s} + \frac{x-1}{s} + \frac{k s^{k-1}}{1-s^k}\right] d_{x,k} \\ &= \frac{-\sum n_k}{1-s} + \frac{\sum (x-1)\, d_x}{s} + \sum \frac{k s^{k-1} n_k}{1-s^k} = 0. \end{aligned} \tag{3}$$

TABLE 1

x	d_x	$x\,d_x$	$\mathcal{E}(d_x)$	Δ	χ^2
1	194	194	206·38	—12·38	0·74
2	145	290	136·21	+ 8·79	0·57
3	90	270	89·90	+ 0·10	0·00
4	54	216	59·33	— 5·33	0·48
5	48	240	39·16	+ 8·84	2·00
6	25	150	25·85	— 0·85	0·03
7	24	168	17·06	+ 6·94	2·82
8	9	72	11·25	— 2·25	0·45
9	6	54	7·43	— 1·43	0·28
10	5	50	4·90	+ 0·10	0·00
11	5	55			
12	7 { 1	12	9·53	— 2·53	0·67
13	0	0			
14	1	14			
	607	1785	607·00	0·00	8·04

TABLE 2

Year ringed	k	n_k	x: 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1940	12	7	2	1	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0
1941	11	3	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	
1942	10	7	2	2	1	0	2	0	0	0	0	0		
1943	9	3	2	1	0	0	0	0	0	0	0			
1944	8	11	4	1	3	2	0	0	0	1				
1945	7	11	7	3	0	0	0	1	0					
1946	6	6	6	0	0	0	0	0						
1947	5	15	4	3	5	2	1							
1948	4	15	6	5	2	3								
1949	3	15	10	2	3									
1950	2	18	15	3										
1951	1	9	9											
		120	68	20	15	9	4	1	2	1	0	0	0	0

The last term is the correction. The standard error of the estimate is given by

$$\begin{aligned}\sigma^{-2} &= \frac{\Sigma n_k}{(1-s)^2} + \frac{\Sigma (x-1)\, d_x}{s^2} - \sum \frac{k\,(k-1+s^k)\, s^{k-2}\, n_k}{(1-s^k)^2} \\ &= \frac{\Sigma n_k}{s\,(1-s)^2} - \sum \frac{k^2 s^{k-2}\, n_k}{(1-s^k)^2}\,.\end{aligned} \tag{4}$$

(3) may be written:–

$$\frac{s}{1-s} \sum n_k - \sum \frac{k\, n_k}{1-s^k} + \sum k\, n_k - \sum (x-1)\, d_x = 0. \tag{5}$$

Inserting the data of Table 2 we find

$$\frac{120\, s}{1-s} - \left[\frac{9}{1-s} + \frac{36}{1-s^2} + \frac{45}{1-s^3} + \frac{60}{1-s^4} + \frac{75}{1-s^5} + \frac{36}{1-s^6} + \frac{77}{1-s^7}\right.$$
$$\left. + \frac{88}{1-s^8} + \frac{27}{1-s^9} + \frac{70}{1-s^{10}} + \frac{33}{1-s^{11}} + \frac{84}{1-s^{12}}\right] + 640 - 117 = 0,$$

or

$$\frac{-111}{1-s} + \frac{36}{1-s^2} + \frac{45}{1-s^3} + \frac{60}{1-s^4} + \frac{75}{1-s^5} + \frac{36}{1-s^6} + \frac{77}{1-s^7} + \frac{88}{1-s^8}$$
$$+ \frac{27}{1-s^9} + \frac{70}{1-s^{10}} + \frac{33}{1-s^{11}} + \frac{84}{1-s^{12}} = 403.$$

If we put $s = 0{\cdot}66$ in this equation, the left-hand side is 367·7, if we put $s = 0{\cdot}60$, it is 457·9. $s = 0{\cdot}63$ gives 398·7, which is a close enough approximation, since the standard error of the estimate is over 0·02. In fact the incomplete data agree very satisfactorily with the complete data.

We can however arrive at a joint estimate of the value of s, based on both complete and incomplete data. This is done by adding the two values of L found, and differentiating. This gives:–

$$\frac{-(607+120)}{1-s} + \frac{1178+117}{s} - \frac{1}{s}\left[\frac{9}{1-s} + \frac{36}{1-s^2} + \cdots \frac{84}{1-s^{12}}\right] + \frac{640}{s} = 0,$$

or

$$\frac{718}{1-s} - \left[\frac{36}{1-s^2} + \frac{45}{1-s^3} + \frac{60}{1-s^4} + \frac{75}{1-s^5} + \frac{36}{1-s^6} + \frac{77}{1-s^7} + \frac{88}{1-s^8} + \frac{27}{1-s^9}\right.$$
$$\left. + \frac{70}{1-s^{10}} + \frac{33}{1-s^{11}} + \frac{84}{1-s^{12}}\right] = 1382.$$

$s = 0{\cdot}66$ gives 1396·37, $s = 0{\cdot}655$ gives 1370·69.
$s = 0{\cdot}657$ gives 1379·76, $s = 0.6572$ gives 1383·19,

Hence $\hat{s} = 0{\cdot}65713$.

The amount of information concerning s is the sum of the values of σ^{-2}, namely

$$\mathrm{I} = \sigma^{-2} = \frac{N + \Sigma n_k}{s\,(1-s)^2} - \sum \frac{k^2 s^{k-2}\, n^k}{(1-s^k)^2}\,.$$

For the purpose of computation, we may write equation (4) as

$$\sigma^{-2} = s^{-1}(1-s)^{-2}\sum n_k - s^{-2}\sum k^2[(1-s^k)^{-2} - (1-s^k)^{-1}]\,n_k \qquad (6)$$
$$= 8951{\cdot}93.$$

So

$$\sigma = 0{\cdot}01057,$$

or the death rate per year is $34{\cdot}39\% \pm 1{\cdot}06\%$.

Once the standard errors are calculated we can compare the annual death rates derived from the data from birds killed in different areas. For birds ringed from 1909 to 1939 inclusive, the data, classified according to the areas in which they were picked up, yield the following death rates.

England	0·330 ± 0·020
Scotland	0·351 ± 0·031
Ireland	0·322 ± 0·018
Continental Europe	0·449 ± 0·031

It is clear that the apparent death rate is much higher in Europe, that is to say relatively more birds die in their first and second years. Most of the European data are on birds shot in France during their winter migration southwards. 57 out of 114 died in their first year, as compared with only 28% of the birds picked up in England. It has been suggested that young birds are more likely to be shot. But most of the birds picked up in Ireland seem to have been shot, and no such tendency appears among them. Dr. Lack informs me that some lapwings migrate in their first winter only, and this would account for the difference. It is however clear that if a larger proportion of the rings had been recovered on the continent, the calculated death rate for the species would have been raised, and this is a serious criticism of the method. The continental figures are not large enough to show that the apparent mortality falls with age, as it must do if some birds only migrate in their first one or two years. It is therefore possible that the death rate among migrants from the British Isles is higher than among residents.

It is clear that the whole set of data for a long-lived bird could be treated as I have treated Table 2, the expected values of d_x calculated, and a χ^2 test applied.

I have to thank the British Trust for Ornithology for allowing me to use their data.

SUMMARY

The standard error of the estimate of annual mortality from ringing data is given, and the method is extended so that it can be used while some of the ringed birds are still alive.

REFERENCES

Haldane, J. B. S. (1953): *Some Animal Life Tables*. J. Inst. Actuaries *79:* 83–89.
Lack, D. (1951): *Population Ecology in Birds*. Proc. Xth Int. Orn. Congr. Uppsala, 409–448.

Population Density and Behavior in Wisconsin Prairie Chickens (*Tympanuchus cupido pinnatus*)

FREDERICK and FRANCES HAMERSTROM
Wisconsin Conservation Department, Plainfield, Wisconsin

(Plates 7–8)

The Greater Prairie Chicken has a group display rather like that of its close relative the Sharp-tailed Grouse (*Pedioecetes phasianellus*) and the Black Grouse (*Lyrurus tetrix*) of Europe. We have watched all three, but most particularly the Prairie Chicken. In all three species, only the cocks take part in the full display. Each display consists of characteristic postures, motions, sounds, and colors; despite specific differences in detail, there are many similarities in behavior patterns. All display primarily on the ground in relatively low-growing cover in open country: thus the display is conspicuous both to the eye and the ear over considerable distances. Each display is best developed and most intense in spring, characteristically for two to four hours at dawn and again at dusk. Autumn display also occurs, although to a much lesser extent than in spring.

The display of the Prairie Chicken is commonly and appropriately known as "booming", because of the characteristic sound, and the display grounds are called "booming grounds". We have made an intensive study of booming ground behavior in central Wisconsin during twelve springs – 1939–43, 1947, 1948, 1950–54. During the seven springs through 1948 our observations were largely confined to the Plainfield area, about 50,000 acres of drained marsh and sandy upland in northeastern Adams and northwestern Waushara Counties. During the last five years we studied both the Plainfield area and the adjoining Portage County area, of about 74,000 acres. The booming ground work, which is one phase of year-round studies into the life history and ecology of the species, consists of two over-lapping parts: census, and watching from blinds on the booming grounds. The census figures reported in this paper deal only with the Plainfield area, while the material on behavior is derived from observations on both areas.

Gross Fluctuations in Numbers

We began a complete census of the booming ground cocks on the Plainfield area during the second spring, 1940, and have continued it through each of the remaining years of our study. Although prolonged windy weather in the springs of 1951 and 1954 made it unusually difficult to find the booming grounds – which is done by triangulating the sound – we are confident that we have found every major ground every year, and that whatever minor ones we may have missed were too few and too small to affect our census figures seriously. There were at the most 23 regularly used booming grounds

plus two erratically used grounds of uncertain status, during the high point of the spring of 1940. Of these 25 booming grounds, 12 were about a mile from the nearest neighboring one; five were more widely spaced, up to about three miles apart; and eight were in two's, with the members of each pair from one quarter to a half mile apart and more than a mile from the nearest other booming ground. Two of the four pairs had booming grounds of uncertain status as one member of the pair. By contrast, the smallest number of booming grounds was 11, with none of uncertain status and no pairs, at the low point in 1947.

With few exceptions, the cocks on each booming ground were counted at least three times each spring, and generally more often, to determine as nearly as possible the number of cocks regularly using each ground. On some booming grounds the count is occasionally raised by a few visitors; banding has shown that rarely they are cocks from other grounds, but more often they seem not to belong on any ground. The number of "regulars" (i.e., cocks regularly present) on some booming grounds varies slightly from day to day even during the main part of the season, from 14–15 or 32–35, for example. There are sometimes a few irregularly used grounds of uncertain status, and these cocks are at least partially established and apparently are not duplicated in the counts of the "regulars": they cannot be wholly disregarded. Thus, there is often no single number which is wholly satisfactory as a census figure. Each year we examine the totals for the number of "regulars"; "regulars" plus cocks on the booming grounds of uncertain status, if any; and the highest counts, including visitors. The high spring population of 1940 totalled 249–266 "regulars" and cocks (8–10) on grounds of uncertain status, with a highest count of 282; we take the mid-point in the number of "regulars" plus "uncertains" and use the figure 257.5 cocks as representative of that year. By comparison, there were only 76·5 cocks at the low point in the spring of 1947.

Spring counts on the Plainfield area for the period 1939 through 1954 are shown in Figure 1. The points for 11 years are based on censuses of the whole area, but the points for 1939, 1944–46, and 1949 are interpolations which require further explanation. In 1939 we censused only about 12,800 acres, or about one quarter of the whole area. It was, however, the best of the area and ordinarily holds about half of the total spring population. It is a large enough sample to show the general trend. Since the sample block showed an increase from 75 "regulars" in 1939 to 113 in 1940, when the whole area was first censused, there can be no reasonable doubt that a similar strong increase occurred over the area as a whole, even though the interpolated whole-area figure for 1939 may not be absolutely precise. We were not able to census the area in the springs of 1944, 1945, and 1946. Through correspondence with friends living in the area, however, we learned that the population continued to decline through this period. While the decline may not have been as uniform as our interpolated line would suggest, it is absolutely certain that there was no return to a high level in any of the three springs. We cannot be sure that 1947 was the lowest point, although we believe it was: 1946 might possibly have been as low or lower, but we are quite sure that the low did not come as early as 1945. In the spring of 1949 we were studying Black Grouse range in Germany. Three major booming grounds in the best part of the area were censused for us by Messrs. George J. Knudsen and Donald R. Thompson of the Wisconsin Conservation Department: these three grounds increased from a total of 48–52 cocks in 1948 to 64–67 in 1949, and friends living in the area also reported generally more birds in the spring of 1949. Here again we cannot be sure of an absolute value for the spring population, but we are sure that it was larger than in 1948 and not as large as in 1950.

In short, we believe that Figure 1 is a good, if not perfect, representation of population trends during the period 1939–54. There were two major high points 10 years apart, in 1940 and 1950, with one major low intervening, in 1947 or possibly 1946. Thus, there has been on this local area a general paralleling of the 10-year cycle of abundance which has been described for many animals in the northern hemisphere[1]. The increases in 1953

[1] Year-to-year changes in the size of each booming ground were shown in an animated motion picture at the Congress. These fluctuations were discussed in relation to the 10-year grouse cycle, and the relative-

and 1954 may mean no more than a temporary delay in the development of the next low, which would be expected in about 1957. On the other hand, they may be the first steps in a trend which has no relation to the projected down-swing of the cycle. For our part, we suspect that the present upward trend will be reversed, and that there will be a low point within a year or two of 1957. We plan to keep the census going, hoping to learn more about cycles.

For the present, then, we accept the 10-year cycle as one of the important factors governing the size of Prairie Chicken populations, even though we do not understand

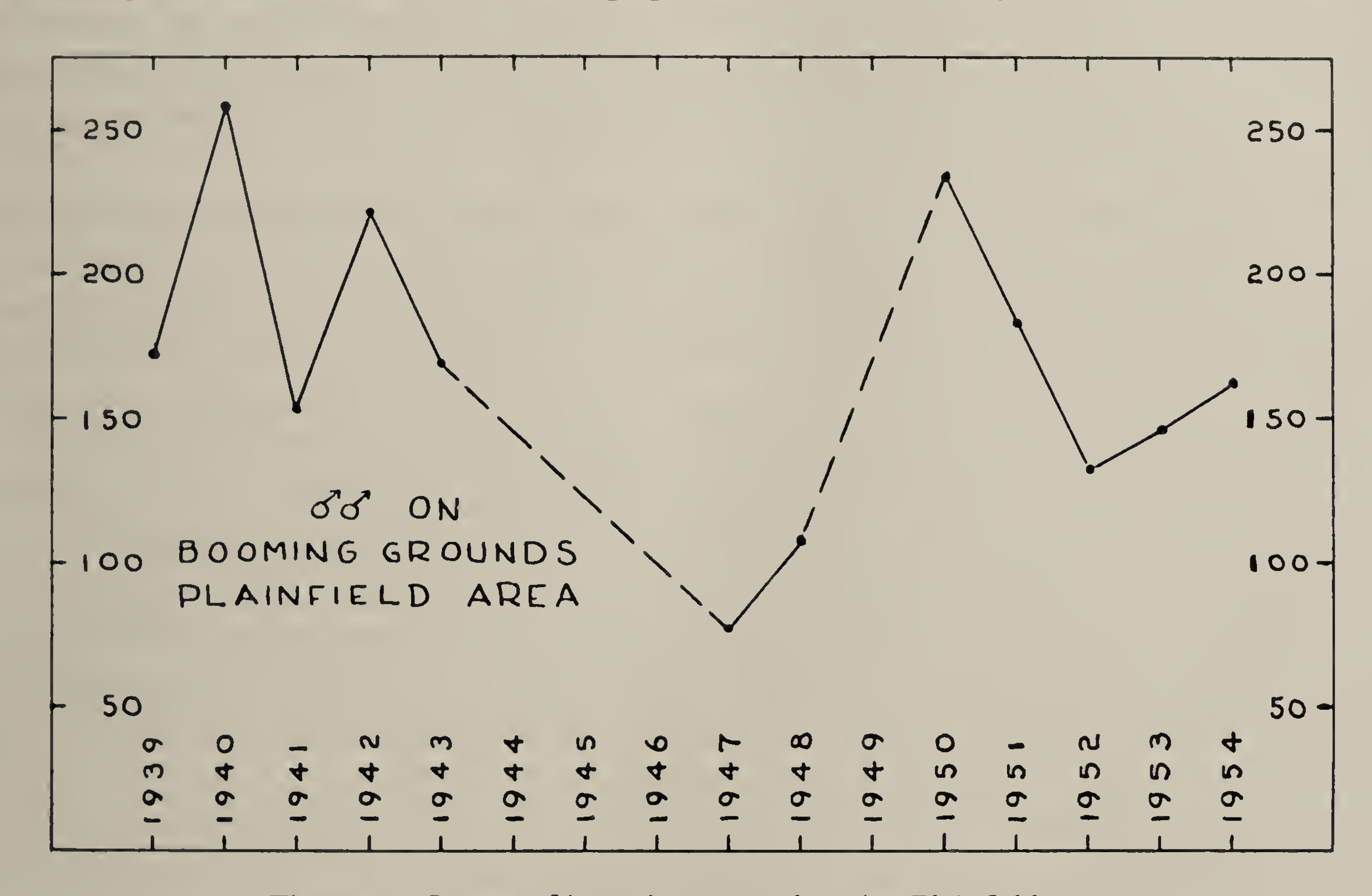


Figure 1. – Census of booming ground cocks, Plainfield area.

its mechanism. The cyclic factor may make itself felt through changes in the quality of the habitat (Grange, 1949), or may operate as a completely independent force, possibly sociological; we do not know. It is plain, however, that while the cycle may govern relative numbers over a period of years, total numbers are a function of the environment. In Wisconsin, for example, less than half of the state was Prairie Chicken range in the days immediately before white settlement (Schorger, 1944). Lumbering and fire cleared hundreds of thousands of acres which had been forest; the first scattered farms in the cut-over areas encouraged grass for nesting and grain for winter feed, and for a time there was a tremendous increase in the amount of Prairie Chicken range and in the number of birds in the state as a whole (Leopold, 1931; Grange, 1948). These gains

ly short span of years of the data for this area was related to Schorger's (1944) longer series of records in Wisconsin, dating back to 1855. Since this material cannot be presented in a few printed pages, the discussion of Prairie Chicken cycles will be given in a later paper. Similarly, state-wide changes in the extent of Prairie Chicken range were illustrated in the motion picture, but discussion of these changes can only be summarized here.

were ultimately lost, however, for the original range was soon too thoroughly cultivated and the aquired range has to a large extent reverted to forest. We now have only a fraction, perhaps five per cent or less, of the Prairie Chicken range that existed at the time of its greatest extent, and the present population at the high of the cycle is without question much smaller than it once was at the cyclic low.

Such changes are largely quantitative: more range means more individuals. It is equally obvious that, within limits, better range means more individuals—a qualitative effect. It is unfortunately true that most of the remaining range in Wisconsin is of poor quality and supports few birds. In the entire state there is only one remaining area of excellent quality. It is made up of the best of the Plainfield and Portage County areas, and totals about 60,000 acres. Wisconsin can still save the Prairie Chicken. It can best be done in this area, but it will have to be done soon.

However the cycle makes its influence felt, there are plain interrelationships between quality of habitat and the extreme stages of the cycle. It is well known that a number of species spread into inferior range at the time of cyclic highs (see, for example, ROWAN, 1948; GRANGE, 1949). In some cases, this seems to be purely a matter of spread from centers of population, for the animals appear in places so unsuitable that it is most improbable that they either bred there in the first place or could produce even one generation in the future. It is also true, however, that during the cyclic highs animals appear in marginal environments and then breed there for a few generations, disappearing again as the cyclic trend swings downward. It is a safe generality that a cyclic species is most apt to persist through the lows in the best habitats, and is least apt to survive in the poorer ones (GRANGE, 1948). The Plainfield area shows what appears to be an excellent example of this tendency. In 1940 we subdivided the area into what we considered the best, intermediate, and poorest parts. The number of booming grounds and the total number of cocks found during the high of that spring fitted into this scheme and, of course, influenced our choice as it was being made. At the 1947 low the count for the area as a whole had decreased 70% from the high of 1940. On the best part of the area the decline was 60%; on the intermediate part, 83%; while in the poorest habitat the decrease was 96%.

Behavior in Relation to Numbers

Booming grounds tend to hold the same position year after year. Banding has shown that in general the same cocks defend the same territories day after day, and return to the same booming grounds in later years (HAMERSTROM and HAMERSTROM, 1949, and unpublished). Within this general pattern, however, there is variation. New booming grounds have appeared on the Plainfield and Portage County areas during periods of population increase, and established grounds have disappeared during population declines (see also GRANGE, 1948). Booming grounds have occasionally shifted position, for reasons which were not always clear. Booming grounds are by no means all of the same size, and individual grounds commonly change in size from year to year. On the Plainfield area there have been booming grounds so small as to have only one cock, while the largest (in 1950) had 32–35 "regulars". The Portage County area has a considerably larger acreage

of good habitat; it has not only about twice as many birds and booming grounds, but the largest booming grounds as well. There the largest had 45–48 "regulars" in 1950.

Since booming grounds do vary so much, we were curious to learn whether or not booming ground size appears to influence mating success. With the help of many co-operators[2], we now have records of several thousand hours of watching from blinds on both study areas, varying from about 100 to several 100 hours for each of the springs of our study.

The first hens begin to visit the booming grounds in late March or early April, some days or weeks after the cocks have begun to establish their territories. Although the number of cocks tends to remain fairly stable throughout most of the spring, the number of hens gradually rises to a peak, occasionally equalling and rarely exceeding the number of cocks, and then declines again to few or none (see also Schwartz, 1945). In central Wisconsin, the high point in the number of hens generally has occurred about the 19th or 20th of April. This is also the time of the peak number of copulations on the booming grounds. Figure 2 is based on our records of 437 mornings in blinds during the period April 15 through 24, and shows the number of hens and the number of copulations seen on booming grounds of different sizes.

It is worth mentioning that it is much more difficult to count hens than cocks on the booming grounds. The hens are not territorial on the booming grounds. They come and go singly and in groups. Some may be present through practically the whole period of display on a given morning, while others stay only a few minutes. It is possible that an individual hen may leave and then return again during the same morning. As nearly as we can determine, however, 1867 hen visits to the booming grounds are included in the figure. Many of these hens are duplicated in visits on succeeding days, but what we want to examine here is not so much whether an individual hen is ultimately mounted, but whether or not the number of cocks on a booming ground seems to affect mating success, as measured by the total number of copulations during the most likely period.

We must also point out that it is fairly often not easy to know whether or not a copulation was successful. Despite the territorial system, which theoretically should make it possible for a cock and hen to copulate without disturbance, territorial boundaries are violated when hens are present, and mounting cocks are often knocked off by their neighbors. We assume that a copulation was successful if contact was obviously made, even

[2] Over the years, we have been given a great deal of help by friends, ornithologists, and students. We cannot name them all, for they now number in the hundreds, but we wish to express our particular appreciation of the long continued help of the following individuals and groups: our colleague and co-worker over many years, Mr. Oswald E. Mattson, and Mrs. Mattson, Professor and Mrs. Robert A. McCabe, Dr. and Mrs. Frederick Greeley; other members of the Wisconsin Conservation Department, especially of the Wildlife Research Section under the direction of Mr. Cyril Kabat; Professor Joseph J. Hickey and students in the Department of Forestry and Wildlife Management, and Professor John T. Emlen and students in the Department of Zoology, University of Wisconsin; Professors Walter Sylvester and Bernard Wievel and students in the Department of Conservation, Wisconsin State College; the Wisconsin Society for Ornithology. The study was begun under the guidance of the late Professor Aldo Leopold of the University of Wisconsin, to whom we are most especially grateful for help and council; it was continued under the successive auspices of the University of Michigan and the Wisconsin Conservation Department (Pittman-Robertson project Wisconsin 13-R).

though the cock was knocked off afterward. Figure 2 includes 215 presumably successful copulations; to make the numerical scales more comparable in the figure, we have multiplied copulations by a factor of 10.

So few copulations (215) in comparison with so many hen visits (1867) may suggest that mating occurs more often away from booming grounds than on them – and that, indeed, was our opinion after the first few years of our study. Banding data, still on too small a scale to tell the complete story, show that an individual hen comes to a booming ground over a period of days before she is ready to accept a male; this period is probably

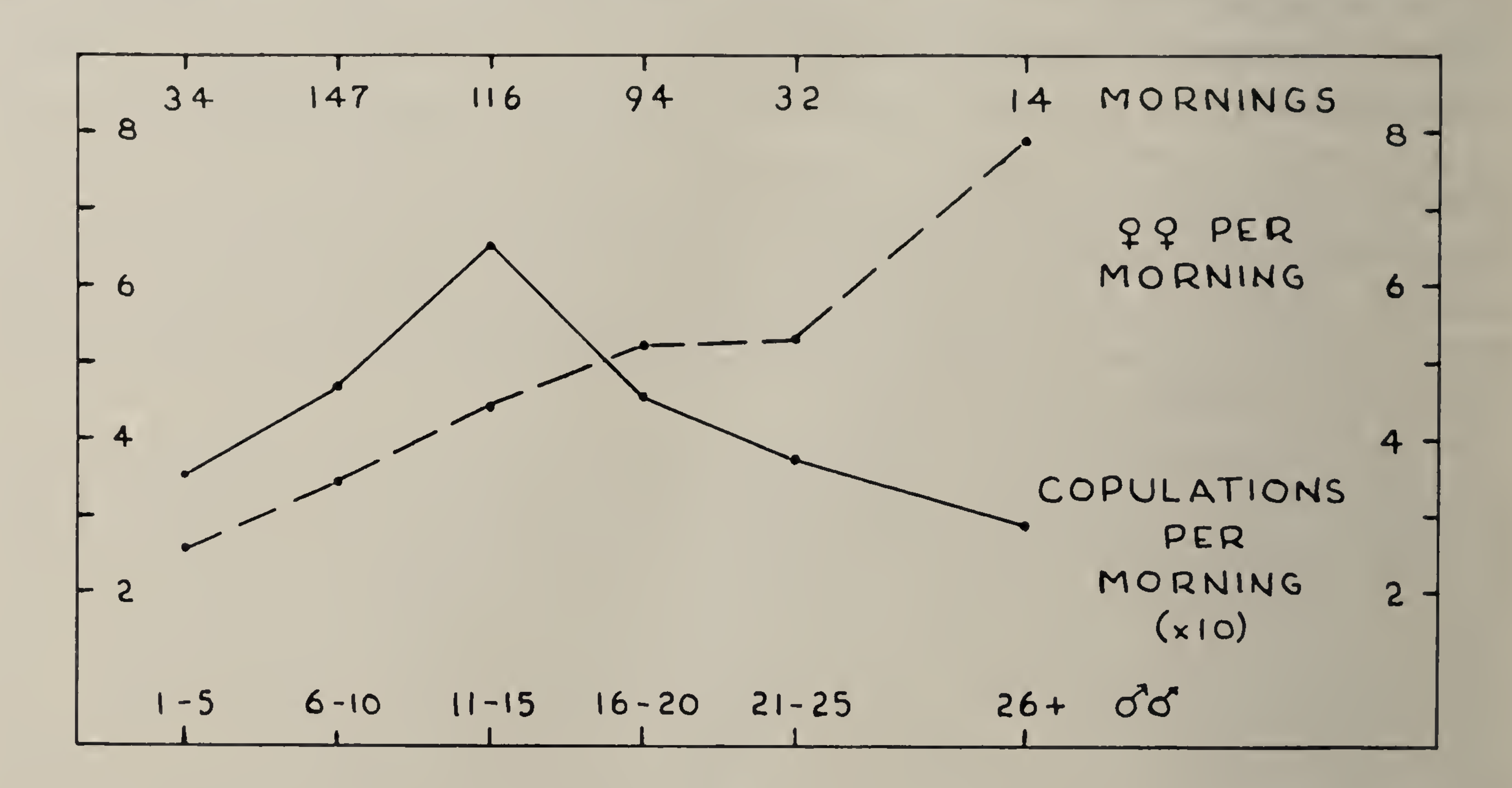
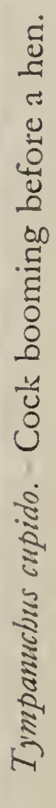


Figure 2. – Number of hens and of copulations (multiplied by 10) per morning during the period April 15–24 on booming grounds of different sizes.

on the order of 5–10 days, and copulation generally marks the end of her visits to the booming ground, at least for some time. We suspect that one copulation fertilizes the entire clutch. Since the number of hen visits in Figure 2 undoubtedly includes many repeat visits by a smaller number of individual hens, it is not surprizing that the number of copulations is relatively small, and it is reasonable to believe that booming grounds are the most important mating places.

Figure 2 shows clearly that the more cocks there are on a booming ground, the more hens are attracted to it on a given morning. Taking only mathematical probability into account, one would expect the booming grounds with the greatest number of cocks and the greatest number of hens to have the greatest number of copulations. This was true only until a booming ground size of 11–15 cocks was reached; on booming grounds of larger size the number of successful copulations was sharply reduced. When one calculates the probability that a given hen will be copulated on one of the mornings during this period, the probability appears to be equally good (13·6%) on grounds with 1–5 and 6–10 cocks, somewhat better (15·0%) with 11–15 cocks, and progressively worse on the



Tympanuchus cupido. Cock booming before a hen.

(*Photo by Hugh Wilmar*)



(*Photo by Hugh Wilmar*) *Tympanuchus cupido.* – Cocks sparring at a territorial boundary.

larger grounds: 8·8% with 16–20 cocks, 7·1% with 21–25 cocks, and 3·6% with more than 25 cocks.

The data for the two extremes are perhaps not strictly comparable with the rest. Relatively few mornings were spent in watching the smallest booming grounds, and more than half (22) of the mornings for this group were spent in watching four or five cocks, which is very close to the next size class. There are only 14 records for booming grounds with more than 25 cocks, and only 32 mornings for the 21–25 cock booming grounds. It is very difficult, and sometimes impossible, to keep track of everything that is happening on the largest booming grounds; as a counterbalance we have often had two observers, and sometimes two blinds, on them. Nevertheless, some copulations undoubtedly occured without being recorded, even on the mid-range booming grounds, and more were probably overlooked on the largest. We do not believe that the disproportionately low number of copulations on the largest grounds can wholly be accounted for in that way, however. For booming grounds of all sizes we have, of course, discarded the records for any morning on which man-made disturbance seemed to interfere with normal behavior.

Even if the extremes be discarded, the three size classes 6–10, 11–15, and 16–20 cocks are thoroughly documented (147, 116, and 94 mornings, respectively) and show a clear advantage for the 11–16 cock booming grounds when one considers them from the point of view of the number of hens successfully copulated during the period of most intensive display. Even though an individual hen may have had an approximately equal chance of being mated on the smaller booming grounds, fewer hens came to them; on the larger grounds the absolute number of copulations, as well as the relative number, was lower than on the 11–15 cock grounds.

We are not yet in a position either to explain how this disproportion comes about, or to explore fully its implications. There is evidence for a weakening of the social organization of booming grounds of the largest sizes, but we are not sure that it begins in the size class 16–20. It is possible that copulations are concentrated within a shorter time span on booming grounds with 11–15 cocks, while on other booming grounds, especially the larger ones, proportionally as many hens may be mated in total but over a longer period of time: this would result in a broader spread of hatching dates than one would expect if most copulations occurred within a period of a few days, and just such a spread of hatching dates has in fact been observed (Gross, 1930; Hamerstrom, 1939, 1941, and unpublished records). If the size of booming grounds were decisively important in governing breeding success, one would expect each booming ground individually to fluctuate about the optimum number, but this has not generally occurred. Nevertheless, even though so much remains to be explained, the situation itself may be stimulating to other students of social display.

REFERENCES

Grange, W. B. (1948): *Wisconsin Grouse Problems.* Wisconsin Cons. Dept. Madison.

– (1949): *The Way to Game Abundance.* Scribner's. New York.

Gross, A. O. (1930): *Progress Report of the Wisconsin Prairie Chicken Investigation.* Wisconsin Cons. Comm. Madison.

HAMERSTROM, F. N., Jr. (1939): *A Study of Wisconsin Prairie Chicken and Sharp-tailed Grouse.* Wilson Bull. *51:* 105–120.

– (1941): *A Study of Wisconsin Prairie Grouse.* Doctoral thesis, filed in the Library, University of Wisconsin, Madison.

HAMERSTROM, F.N., Jr., and HAMERSTROM, F. (1949): *Daily and Seasonal Movements of Wisconsin Prairie Chickens.* Auk *66:* 313–337.

LEOPOLD, A. (1931): *Report on a Game Survey of the North Central States.* Sporting Arms and Ammunition Manufacturers' Institute. Madison.

ROWAN, W. (1948): *The Ten-Year Cycle.* Dept. Extension, Univ. Alberta.

SCHORGER, A. W. (1944): *The Prairie Chicken and Sharp-tailed Grouse in Early Wisconsin.* Trans. Wis. Acad. Sci., Arts and Letters *35:* 1–59.

SCHWARTZ, C.W. (1945): *The Ecolcgy of the Prairie Chicken in Missouri.* Univ. Missouri Studies *20:* 1–99, app.

Age Discrimination in a Breeding Colony of the Herring Gull *Larus argentatus*

CHARLES E. HUNTINGTON

Department of Biology, Bowdoin College, Brunswick, Maine, U.S.A.[1]

Population dynamics and behavior are probably the two fields of study where ornithologists can make the most significant scientific contributions. This paper is a report of some observations on the social behavior of the Herring Gull *Larus argentatus* and some speculations as to the relationship of this behavior to the limitation of the population of the species. It is hoped that future research along these lines may help to solve the larger problem of the evolution of characteristics which are beneficial to the group, but apparently harmful to the individual.

These observations were made at the Bowdoin Scientific Station at Kent Island, New Brunswick, Canada. The Herring Gull is by far the most numerous breeding bird there. The colony has been called the largest on the American Atlantic coast. It has been estimated to contain around 25,000 gulls (GROSS, 1940).

On visiting Kent Island during the breeding season, one is immediately struck by the fact that immature gulls are relatively scarce. The existence of a long period of adolescence in this and other species of sea birds, apparently reducing the individual reproductive potential, poses a difficult and fascinating evolutionary problem, discussed by WYNNE-EDWARDS (1955). It is therefore important to know whether this delayed breeding is reinforced by the behavior of the adult birds.

Are the immature birds selectively driven away by the adults, or do they merely fail to establish territories or even fail to return to the neighborhood of the colony, due to a lack of sexual drive? One does see adults threatening or pursuing immatures, just as one sees them pursuing other adults. Undoubtedly the immatures which land in the nesting area are pursued more often in proportion to their numbers than adults are, because they have no territories on which they are socially dominant, but this does not imply any specific reaction to their plumage on the part of the adults. When flying over the colony, they do not seem to be pursued any more than the adults are.

A selective driving away of young birds is a behavior trait which might be no better than neutral in its survival value to the individuals possessing it, but beneficial to the population as a whole, if some young birds which might otherwise breed and contribute to a harmful overcrowding were thereby prevented from doing so. However, the behavior of adult Herring Gulls in driving away their own offspring more vigorously than they chase other young birds, as described by DROST (personal communication), would seem to reduce the reproductive potential of the individuals possessing it. Such

[1] Contribution Number 25 of the Bowdoin Scientific Station, Kent Island, New Brunswick, Canada.

behavior would have a positive survival value however, if breeding a year early were somehow so harmful to the birds that it would more than offset the year's "head start" which they would have over their fellows. It might also have a positive survival value if it caused the young birds to colonize new and uncrowded sites, but this could not continue to occur over a long period of time.

At the suggestion of Dr. L. B. Slobodkin of the University of Michigan, an attempt was made to answer the question whether or not the young birds are selectively driven off, by painting adults with ink to make them look like immatures. A control was painted red to see whether any bird not resembling an adult gull is driven away. The experiments were performed on July 17 and 21, 1953, when most of the eggs had hatched. The "ink-painted" imitations were not very convincing to the human eye, because they rapidly changed color. The two experimental birds were pursued by others, perhaps only by their mates, to a slight extent, but not very intensively. Later in the day they were not molested at all. The control was not seen until its color was much faded. It was not seen to be molested. In a second experiment, performed on July 21, dye was used instead of ink. The result was a more convincing imitation, but it was not seen until late in the day, when it was not molested.

Tinbergen has stated (1953, p. 174) that Herring Gulls in immature plumage (three-year-olds) were not molested as long as they did not adopt a threatening attitude or the posture of breeding adults, with the head erect. This suggested that immatures are absent from the breeding grounds only because of their lack of sexual drive, and that they would be tolerated as long as they behaved like immatures. My one photograph of an immature bird at the breeding grounds, taken in June, 1953, showed, upon examination, a bird with its head withdrawn. To test the hypothesis that posture and not plumage determined the reaction of the adults, it was planned to set up two mounted adults and two immatures in areas where territorial disputes had been occurring. One of each was to have its head erect and the others were to have their heads withdrawn. Lack of time limited the experiment to two birds, an immature with head withdrawn and an adult with head erect. The experiment was performed on May 15, 1954, when territories were still being established. The results were inconclusive. During most of the two-hour observation period, the gulls kept away from the mounted birds, but when they did alight near the dummies, they apparently ignored them. At least the experiment showed that immature plumage in an unnaturally immobile bird does not provoke attack.

Thus we may conclude tentatively, subject to modification or confirmation by further experiments, that discrimination against immatures at the breeding colony is due to their own behavior, based on their sexual immaturity, and not to aggressive behavior of the adults specifically directed at gulls in immature plumage. Therefore we can not rely on the behavior of the adults as an aid in attempting to explain the delay in reaching maturity. Furthermore, there are many species which show this delayed breeding but attain the adult plumage long before they breed. In these forms the plumage can not act as a sign stimulus for aggressive behavior.

Certainly the phenomenon of delayed breeding does keep the population more stable than it would otherwise be. The group selection concept which has been proposed to

account for it is an attractive one, which can be very useful in explaining evolutionary tendencies in forms composed of relatively isolated populations. But the group selection concept runs into a major difficulty when we look for an explanation of how stability can be given to a genetic characteristic which favors the group at the expense of the individual.

Can it be that the species has no genetic potentiality for mutations in the direction of precocious breeding, at one year of age, for example, instead of waiting until the age of two or more years? This seems most improbable, since there are some species of *Larus*, the smaller species, which apparently breed earlier, and the common ancestor must have bred at one year of age or at least had a capacity to mutate in that direction. What keeps the larger species from doing so? There are in the Herring Gull, apparently, individuals which breed earlier than others (Gross, 1940). If this is due to a genetic difference, the descendants of birds beginning to breed at an optimal age should eventually displace those beginning at other ages, unless we are dealing with a case of balanced physiological polymorphism, in which the optimal initial breeding age varies from time to time. An example of such variation would occur if calamities such as epidemics or severe famines occasionally wiped out a large proportion of the breeding populations, but left the more widely dispersed populations of non-breeding birds largely unharmed. In long-lived birds such calamities would have to wipe out many of the breeding adults, not merely their young, in order to have this effect. It seems most unlikely that famines could be severe enough to do this, yet the correlation of delayed reproduction with the size of the bird in the genus *Larus* suggests that food may be a limiting factor.

If such major local population fluctuations as I have postulated did occur, then we should expect that the proportion of early breeders would be gradually rising most of the time, with occasional sharp drops. In view of the nesting site tenacity of these sea birds, we should expect that colonies in different regions would be in different phases of such a cycle, with different proportions of early breeders. It is to be hoped that further banding in different localities will show whether such differences do occur, although this hypothesis is presented mainly as an example of a kind of mechanism whereby individual selection could facilitate group selection.

I am greatly indebted to Prof. James H. Barrow, Prof. Alfred O. Gross, Dr. David Lack, and Prof. V. C. Wynne-Edwards for reading this manuscript. All errors and omissions are my own, however.

REFERENCES

Gross, A. O. (1940): *The Migration of Kent Island Herring Gulls.* Bird-banding *11:* 129–155.

Tinbergen, N. (1953): *The Herring Gull's World.* London.

Wynne-Edwards, V. C. (1955): *Low Reproductive Rates in Birds, especially Sea-Birds.* Acta XI Congr. Int. Orn. (Basel): 540–547.

The Birds of the Pamirs-Alai Montain System in the Winter Season

A. I. Ivanov

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the U.S.S.R., Leningrad

The Pamirs-Alai mountain system occupies a vast territory between the two largest rivers of Middle Asia – the Syr Daria and the Amu Daria. Ornithologists have been interested in the birds of this locality for a long time. But only now we have more or less satisfactory knowledge about the birds of the Pamirs-Alai region. I have had the possibility of visiting the Pamirs-Alai mountains many times in summer as well as in winter. It has given me the possibility to study the local fauna rather well. Now I am going to say a few words only about the winter fauna of this region.

The check-list of the Pamirs-Alai birds contains 419 species. During the winter season, from November till March, 189 species have been recorded. Of that number 129 species of birds are sedentary, whereas 60 species only pass the winter in those parts. These figures, indicating the number of winter birds, refer to the Pamirs-Alai mountain system in general but they will be quite different in different life zones. For comparison I shall mention only some places for studying the winter fauna which are rather well known: the Central Pamirs, the lake Iskander-kul, the village Gulcha on the northern slope of the Alai range, the suburbs of Stalinabad – the capital of Tadzikistan – and lastly, the lower course of the Yakhsh. All these spots are situated at different altitudes, from 400 m to 4000 m above sea level.

In the highest valleys of the Central Pamirs 22 species are non-migrant birds, 13 species of which are more or less common there: the Tibetan Sand-Grouse (*Tchangtangia tibetanus*), the Himalayan and Tibetan Snow-Cocks (*Tetraogallus tibetanus* and *himalayensis*), the Raven (*Corvus corax*), the Golden Eagle (*Aquila chrysaëtos*) and some others. No birds from the north migrate to those parts for wintering.

In the region of lake Iskander-kul the climate is much milder than in the Central Pamirs, because the lake is situated at an altitude of about 2200 m; the vegetation there is rather rich. During the winter 50 species of birds were recorded on the lake shores; from that number 23 species are rather common; from 3 to 5 species, such as Eversmann's Redstart (*Phoenicurus erythronota*), the Brambling (*Fringilla montifringilla*) and the Golden-eye (*Bucephala clangula*) arrive from the north to pass the winter there.

The winter avifauna observed near Gulcha is still richer: there 85 species were recorded; 30 species are rather common, and about 10 species come from the north to pass the winter there. Among them I can mention the Merlin (*Falco columbarius*), the Common Snipe (*Capella gallinago*), the Great Gray Shrike (*Lanius excubitor*), the Pine-Bunting (*Emberiza leucocephalos*), the Black-throated Thrush (*Turdus ruficollis atrogularis*) and some others.

In the suburbs of Stalinabad 110 species of birds were recorded by me in the winter season. Among them about 60 species are very common at that time of the year, and more than 30 species which arrive from the north or from the neighbouring mountains only pass the winter there. During some winter excursions I could observe more than 40 species of birds on one day.

As to the region of the lower course of the Vakhsh, it can be mentioned that 102 species of birds were recorded there in winter. About 70 species are rather common in that part of the country during a very mild and snowless winter.

Of course this regularity does not depend only on the altitude of the place, but on the winter temperature, on the amount of snow in winter, and the abundance of food as well. It is necessary to note that in the lower parts of the Pamirs-Alai region the weather in winter is very changeable. The fluctuation of the average monthly temperature in January is within the limits of 10° C. The lowest temperature in Stalinabad in January is 26° C below zero and the highest 15° C above zero. In the mountains the temperature changes are not so great. In the Central Pamirs the weather is very frosty during all the winter. It is quite evident that low temperature has a great effect on birds, but the amount of snow plays a still more important role in their life. The thickness of the layer of snow may be very different in different parts of the country, as is usually the case in mountain regions. It depends to a high degree on the altitude of the place, the winter temperature, the exposure of the mountain slopes and the amount of precipitation.

In order to explain the process of the formation of the winter fauna, I shall give a brief account of *bird-migration* near Stalinabad in autumn and in spring.

In August, when the weather is still very hot, the first migrant northern Snipe appear. The first wave of bird-migration continues from the second ten-day period of August till the end of September. At that time many different northern song-birds migrate to the south. Migrant flocks of Yellow and Yellow-headed Wagtails (*Motacilla flava* and *citreola*), Tree-Pipits (*Anthus trivialis*), Red-backed Shrikes (*Lanius collurio*) and other small birds can be seen everywhere. Simultaneously with the migration of the northern species, many local mountain birds begin to migrate from the high mountains to the valleys and to the south. These are: Rose Finches (*Erythrina erythrina kubanensis*), Gray-necked Buntings (*Emberiza buchanani huttoni*), Tawny Pipits (*Anthus campestris griseus*), Spotted Flycatchers (*Muscicapa striata*), Stonechats (*Saxicola torquata*) and many others. A little later Hume's Willow-Warblers (*Phylloscopus inornatus humei*) migrate. At the end of September countless Siberian Chiffchaffs (*Phylloscopus collybita tristis*) take their place. They overcrowd the valleys for a long time; some Chiffchaffs stop there for the winter.

The second half of September is the time when many local species of birds start for the south, such as Scavenger Vulture (*Neophron percnopterus*), Black Kite (*Milvus korschun*), Roller (*Coracias garrulus*), Little Ringed Plover (*Charadrius dubius*), Sandpiper (*Tringa hypoleucos*), Pied Bush-Chat (*Saxicola caprata*), Chestnut-backed Shrike (*Lanius cristatus*) and Redheaded Bunting (*Emberiza bruniceps*). At the beginning of October Alpine Swifts (*Apus melba*), Bee-eaters (*Merops apiaster*) and Turtle-Doves (*Streptopelia turtur*) disappear. In October the main migration of northern as well as of local birds comes to an end.

Before the first wave of migration from the north has passed, the first winter visitors arrive. These are flocks of Starlings (*Sturnus vulgaris poltoratskyi*), which replace the local forms of Starlings (*St. v. porphyronotus* and *St. v. nobilior*). Black-throated Thrushes arrive very early in autumn. Beginning with the second half of October a great number of Ravens can be seen near Stalinabad; they come from the neighbouring mountains. At that time the Siberian Skylarks (*Alauda arvensis dulcivox*) replace the local ones (*A. a. inconspicua*). At the beginning of October large flocks of Hooded Crows (*Corvus corone sharpii*), and a little later Rooks (*Corvus frugilegus*) and Jackdaws (*Corvus monedula*), arrive from the north. The Pine-Buntings, the Bramblings, and the Eversmann's Redstarts arrive immediatly after them.

At the beginning of November the winter fauna of birds in the suburbs of Stalinabad is more or less stable. But heavy snowfalls can change the situation and provoke the migration of many species to the south, as well as the appearance of some fresh species from the mountains or from the north.

Spring migration begins very early with the migration of ducks in February. Towards the middle of March the Siberian Skylarks and Starlings migrate back to the north. A little later Pine-Buntings and Bramblings disappear. In the first ten-day period of April the last Hooded Crows, Rooks and Ravens migrate back. Only Black-throated Thrushes can be seen till the beginning of May. Some local birds arrive before all the winter visitors have left for the north. Scavenger Vultures, Black Kites, Alpine Swifts, Hoopoes and Swallows begin to appear at the beginning of March. After a short interval the process of migration recommences, and from the middle of April a great number of summer visitors replace the winter birds.

It is very interesting to note that many *winter birds* arrive at the winter quarters very punctually. The difference between the extreme dates of arrival is 18 days with the Hooded Crow, 10 days with the Pine-Bunting, 14 days with the Brambling and so on. They arrive as punctually as many birds do in spring, but this can be said only about the northern birds. The appearance of high-mountain birds in the valleys during the winter is connected with the state of weather, and they never appear there so punctually, as the northern birds do.

We can get very interesting data if we compare the duration of time which the winter and summer visitors spend at the same place. Near Stalinabad we can find Hooded Crows during a period of 157–186 days, Rooks during 160 days, Bramblings during 147–168 days, Skylarks during 140–154 days, Pine-Buntings during 123–140 days, and Black-throated Thrushes for about 228 days.

By way of comparison it can be said that Rollers spend 140–145 days there, Golden Orioles 129–141 days, Red-headed Buntings 125–134 days, Chestnut-backed Shrikes 137–146 days and so on. It is evident that the winter visitors spend there as much time as the summer birds.

Speaking of the winter fauna of birds it is necessary to say a few words about *winter biotopes*. The winter fauna of the lakes is very diverse and rich, but this is the case only in the low foothill plains. About 40 species of birds winter in the neighbourhood of lakes

in the valley of the Vakhsh, but only 3 of them—the Goldeneye, the Mallard and the Goosander—can live at mountain lakes, where they can find unfrozen patches of water in the midst of ice.

None of the 20 species of birds which occur in winter among the riverside marshes and reeds can be found in the mountains. The winter fauna of the foothill rivers is rather poor and without special character. Quite different is the winter fauna of the mountain streams. One can meet there Dippers (*Cinclus cinclus*), Himalayan Whistling-Thrushes (*Myiophoneus coeruleus turcestanicus*), Güldenstädt's Redstarts (*Phoenicurus erythrogaster grandis*), White-capped Redstarts (*Chaimarrornis leucocephala*), Solitary Snipe (*Capella solitaria*), Little Forktails (*Microcichla scouleri*), and Ibis-Bills (*Ibidorhyncha struthersii*).

Particularly rich and diverse is the winter fauna of the mountain forests, orchards and forests on the river banks. About 54 species can be recorded in these biotopes. Of that number, 24 species pass the winter on the plains as well as in the mountains, as part of the bird population of the mountains migrates in winter to the plains, and as some northern birds can find suitable conditions in the mountain forests as well as in the orchards of the plains. Some of the birds of the mountain woods never leave the mountains even during a severe winter, e. g. the Carrion Crow (*Corvus corone orientalis*), the Black-Tit (*Parus rufonuchalis*), the Red-mantled Rose-Finch (*Erythrina rhodochlamys*), the White-winged Grosbeak (*Mycerobas carnipes*), the Streaked Laughing-Trush (*Garrulax lineatus*), and the Tawny Owl (*Strix aluco härmsi*).

About 20 species of birds are town and village dwellers. Among these birds we can find the really sinantropous species, such as the Tree-Sparrow (*Passer montanus*) or the Persian Little Brown Dove (*Streptopelia senegalensis ermanni*). The Hooded Crows, Rooks. Jackdaws and Common Mynas (*Acridotheres tristis*) spend only the nights there. In the Central Pamirs the Red-billed Chough (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*), the Yellow-billed Chough (*Pyrrhocorax graculus*), and the Snow-Finch (*Montifringilla nivalis*) are the representatives of the group of birds which pass the winter close to human habitation.

The species which live during the winter in the fields and on the steppes are rather numerous and diverse. It is natural that they live only in low places, because similar biotopes high in the mountains are covered with snow. The snowless deserts of the Central Pamirs and little areas here and there on the southern slopes are only rare exceptions at that time of the year. Birds of Prey, Larks and Finches are well represented in this group of wintering birds.

Cliffs, steep hill slopes and precipices are characteristic of the last group of winter biotopes. These biotopes are very closely connected with the previous groups of biotopes and it is rather difficult to define them, as many species of birds such as Pigeons, Ravens and Choughs only pass the night on the rocks and all day long feed in the fields; but some birds can live only on rocky slopes, these being: Snow-Cocks (*Tetraogallus*), Chukars (*Alectoris graeca*), Rock-Nuthatches (*Sitta neumayr*), and Wall-Creepers (*Tichodroma muraria*).

Speaking of the winter fauna it is necessary to define the two main groups of the winter complex of birds: the migratory birds, which come from the north to pass the winter there (60 species), and the sedentary birds (129 species). The analysis has shown that very

few birds are really sedentary. The group of sedentary birds which seems to be homogeneous can be readily divided into very diverse groups. These groups are quite different in their biology and in their attachement to the nest area.

First of all, all *sedentary birds* of the Pamirs-Alai region can be divided into two groups. The first group includes about 50 species of sedentary birds and comprises only the birds of the low places and the foot-hills. The second group comprises about 70 mountain species of birds. About 10 species of sedentary birds live in the mountains as well as in the foot-hills and low places.

Among the birds of the first group only a few species are really sedentary, such as the Pheasant (*Phasianus colchicus bianchii*), the Persian Little Brown Dove (*Streptopelia senegalensis*), the Hutton's Owlet (*Athene noctua bactriana*), the Desert Finch-Lark (*Ammomanes deserti*), the Crested Lark (*Galerida cristata*), the Common Myna (*Acridotheres tristis*), the Magpie (*Pica pica*), the Tree-Sparrow (*Passer montanus*), Lichtenstein's Desert Finch (*Rhodospiza obsoleta*), and the Streaked Scrubwarbler (*Scotocerca inquieta striata*) (possibly the Bush-Warbler (*Cettia cetti*), the Moustached Sedge-Warbler (*Lusciniola melanopogon*), and some others may be added). Populations of these species migrate during the winter only within very restricted limits.

The Starling, the Skylark and the Reed-Bunting (*Emberiza schoeniclus*) are sedentary only in appearance, because in winter the local forms of these birds are in fact replaced by the Western-Siberian forms, which come to these parts for the winter.

Some species of that group are not numerous in winter, because they live on the northern boundary of their winter area. There is even no certainty that these few individuals are of local and not of northern origin. Masked Wagtails (*Motacilla alba personata*), Calandra Larks (*Melanocorypha calandra*), Penduline Tits (*Remiz pendulinus*), and Quails (*Coturnix coturnix*) belong to this group.

The last group of the sedentary birds of the plains consists of species more or less common there in summer. In winter the populations of these birds increase greatly because numerous individuals of the same species arrive there from the north for wintering. This group consists chiefly of different Water-fowl and, apparently, of Birds of Prey. It is not quite clear whether the local populations are entirely replaced by the northern individuals or not.

The groups of sedentary birds in the mountains are quite different. There are really sedentary birds which live the whole year within the boundaries of one life-zone, and there are birds which undertake vertical migrations from one life-zone to another. These vertical migrations are quite equivalent to the spring and autumn migrations on the plains.

Looking over the check-list of the Pamirs-Alai mountain birds, it is possible to find a little group of sedentary birds which live the whole year round within the boundaries of only one life-zone. They migrate downwards only under particularly unfavourable conditions, for instance, after heavy snowfalls. The Cinereous Vulture (*Aegypius monachus*), the Griffon (*Gyps fulvus*), the Bearded Vulture (*Gypaëtus barbatus*), the Snow-Cock, the Hill-Pigeon (*Columba rupestris*), the Snow-Finch, the Carrion-Crow, the White-winged Grosbeak, the Tawny Owl, and some others belong to this group. Some of these species lead a settled way of life only in the Central Pamirs, and are forced to migrate

down from the snow-topped ranges of the western part of the Pamirs-Alai mountain system.

The second and more numerous group of the mountain sedentary birds consists of species which live in one of the vertical life-zones and winter in the adjacent lower zones. This group consists of 40 species. Among them there are birds which never leave the mountains in winter, such as the Crimson-winged Finch (*Rhodopechys sanguinea*), the Laughing-Thrush (*Garrulax lineatus*), Güldenstädt's Redstart (*Phoenicurus erythrogaster*), the White-capped Redstart (*Chaimarrornis leucocephala*), the Little Forktail (*Microcichla scouleri*), the Whistling-Thrush (*Myiophoneus coeruleus*), and the Hedge-Sparrows (*Prunella collaris*, *P. himalayana* and *P. fulvescens*).

Some species visit the foothill plains during bad weather, and especially after heavy snowfalls. Among them the Gold-fronted Finch (*Serinus pusillus*), the Greenfinch (*Chloris chloris*), the Wren (*Troglodytes troglodytes*), the Goldcrest (*Regulus regulus tristis*), the Rock Pigeon (*Columba livia*), and the Solitary Snipe (*Capella solitaria*) can be mentioned. And lastly, the Rock-Sparrow (*Petronia petronia*), the Rock-Bunting (*Emberiza cia*), and the Water-Pipit (*Anthus spinoletta*) winter only on the foothill plains. From the above it is evident that the group of mountain sedentary birds presents a composite complex.

The second winter contingent of birds includes only 60 species. These are the birds which arrive in the territory of the Pamirs-Alai for the winter season from the northern countries. About one third of this number consists of species which visit the territory of the Pamirs-Alai very seldom or visit only the northern parts of this region. About 35–38 species regularly arrive there from the north and are very numerous in the Pamirs-Alai during winter; the Hooded-Crow, the Rook, the Starling, the Brambling, the Pine-Bunting and the Black-throated Thrush belong to these.

Practically all the sedentary birds which in the main part of their population consist of northern individuals should be included in this complex (the Cormorant, the Ducks, the Grebes, the Jackdaw, the Great Bustard and some others).

It must be said that there are no such migrant species at all which winter only in the mountains. Only 10 of the wintering migrant species can be found at this time of the year in the mountains.

Besides a great number of species arriving from the other parts of the country to pass the winter there, the winter fauna of the low parts of the Pamirs-Alai is enriched by local mountain species coming down from the highlands.

Such is the summary of our study of bird wintering in the Pamirs-Alai mountain region. In spite of the brevity of this summary it is evident that the study of bird wintering in mountainous countries presents a very difficult, complicated and interesting task.

Juvenile Mortality and Population Balance in the Velvet Scoter *(Melanitta fusca)* in Maritime Conditions[1]

Jukka Koskimies
Game Research Institute, Helsinki

Since 1948 the breeding biology of the Velvet Scoter has been studied in a population of 20–25 pairs on a bird sanctuary in the outermost archipelago off the south coast of Finland. As to the local conditions and the general breeding biology of the species the reader is referred to Koskimies (1949) and Koskimies and Routamo (1953a, b).

A striking feature in the breeding events of the scoters in all years has been an extremely high juvenile mortality. As a rule, at least 90–95% of the young have died during their first 5–10 days of life. Thus out of 200–250 eggs not more than 5–10 young have been left in the area by the end of July in the best years, in some years none. In other parts of the Finnish outer archipelago also, the brood mortality of the Velvet Scoter is known to be very high (e.g. Paavolainen, 1950). In the inner zones the young survive somewhat better, but even there their mortality is unnaturally high. In the following I will discuss (a) the factors that I consider responsible for this high mortality and (b) to what extent and how the population balance is maintained under these conditions.

The Velvet Scoter was originally a bird of small *inland* waters of the Northern Coniferous Zone, a representative of Stegman's (1938) "taiga" fauna (see also Ekman, 1922). Even at present its main range covers the inland waters of northern Eurasia (Tugarinov, 1952). Its abundant nesting in the archipelagoes of the northern gulfs of the Baltic is evidently to be understood as relatively late colonization along the regular migratory routes running through these areas. Up to recent times the archipelago occurrence of the Velvet Scoter has been confined to the inner zones. It has only colonized the outermost islets and skerries during the past 15–25 years (Grenquist, 1952). It is obvious that ecological conditions, in the outermost zones in particular, are in many respects rather different from those in the original breeding habitats of the Velvet Scoter. Therefore I consider it very probable that the reason for the poor reproductive success under maritime conditions is that many behavioural and physiological adaptations of the species, being evolved to fit the requirements of its original breeding habitat and now transferred as fixed, conservative specific characteristics to an entirely different environment, are not suited to these "new" conditions and in some cases have here even strongly negative survival value.

Features that seem to be basically responsible for the high juvenile mortality of the Velvet Scoter under maritime conditions are:

[1] This paper is based on largely unpublished observations. The original data will be published in a series of papers on the breeding biology of the Velvet Scoter (see Koskimies and Routamo, 1953a).

(1) tendency to overcrowding in brood rearing areas,
(2) extremely loose parent-young bonds, and
(3) sensitiveness to bad weather.

The tendency to overcrowding in rearing areas seems to be explicable as follows. As feeding environment for the young, rather shallow and protected waters are necessary. In inland lakes the entire area occupied by one pair in many cases fills these requirements, and when the territories are formed in spring, at the same time an adequate amount of rearing cover is also guaranteed for the number of bird families allowed within this area by the specific mechanism of territorial intolerance. In the conditions of the outer archipelago this control fails. The territories are formed and nests placed along the entire shore line of a group of islets, including the most unprotected outer shores, which never will do as rearing habitat. Only later in summer, during incubation, do the females begin to show a tendency to prefer the usually rather limited protected, shallow waters between the islets, where they bring the broods later on (Koskimies and Routamo, 1953a). Although territorial behaviour in this way succeeds in properly dividing the area for nesting and feeding during the pre-hatching period, its influence does not reach the rearing period. Since the areas used before and after hatching are not identical, as in the inland lakes, a territorial mechanism which is related only to the conditions during pair formation, is biologically useless as far as serving the survival of the offspring is concerned. In the outer archipelago this lack of territorial control of population density has the result that too many broods congregate in the limited rearing areas. Even in relatively sparse nesting populations such a phenomenon is, of course, apt strongly to aggravate the effect of the other mortality factors.

Another behavioural feature which is likely to become disastrous under maritime conditions is the peculiarly loose family bond characteristic of the Velvet Scoter. Strict attachment of the ducklings to the female may not be necessary in a small lake with well-defined boundaries. In the archipelago, on the other hand, where nothing sets limits to the roaming of the young, such a feature is fatal. In part the loose family bonds may be an adaptation to lake environment (the same applies to the Goldeneye, *Bucephala clangula*, another typical inhabitant of small confined waters). However, the congregation of young broods in the same areas probably further aggravates its effect. As the young ducklings, directly after leaving the nest, get involved in frequent fights or other contacts with the members of strange broods, we may safely assume that it has strongly adverse influence on their normal imprinting to their own mother, necessary for subsequent normal family relations.

As a result of all this the entire brood-rearing behaviour acquires a most unnatural character. Even 1–2-day-old ducklings frequently get separated from their brood and lead an entirely independent life for hours. Later they may try to rejoin their own or a strange brood, but due to the aggressiveness of the females this rarely succeeds. Nevertheless, some females collect broods of 30–40 young, which they are certainly not able to care for properly. Many maternally weaker females in this way lose their broods entirely or almost entirely. The original broods of some females have been replaced by mixed ones, which seemingly may be quite normal, but which contain young of several originally different broods. This has been proved by colour-dyeing the young. Needless

to say, this kind of perverted maternal behaviour is one of the main features responsible for the mortality of the young.

As the third basic mortality factor I mentioned a sensitiveness to bad weather, in which I include low water-temperatures. The heaviest mortality of the young has in all years been observed during spells of bad weather with accompanying low water-temperatures. It may be important that in the archipelago of south Finland the surface water-temperature fluctuates much more than in the lakes, and that in the former extreme temperature minima are commonly reached which are never recorded in the inland lakes, even in north Finland, in summer. It is also interesting that the very late brood period of the Velvet Scoter (the average hatching date is the middle of July) coincides with the average annual temperature maximum of the northern inland waters.

Bad weather and low water-temperatures may have a direct influence on the young, but even more probably they create conditions which make the young particularly sensitive to lack of food, diseases, and predators.

All the three basic (although indirect) mortality factors discussed above – the brood congregations, the looseness of family bonds and the sensitiveness to bad weather – can be understood as adaptations to a life in inland lakes. In addition, mortality factors more or less clearly dependent on these basic ones include food shortage, diseases and predators.

Although a number of young found dead have shown no clear signs of starvation, it is probable that the great congregations of young may not survive to the best possible advantage on the food available in the limited brood-rearing areas. However, it is uncertain, whether food shortage as such is one of the "key" factors in this case.

There is also some evidence of the possible effect of diseases. Two young found dead after a spell of poor weather in 1951 were extremely heavily parasitized by a Cestod, *Hymenolepis* sp. It is obvious that although diseases may not necessarily be one of the basic mortality factors, the brood congregations greatly increase their chances of being such.

It is also obvious that the congregations of broods with loose family bonds are very easy prey for predators, in this case mainly the large gulls. More than 100 pairs of Lesser Blackbacked Gulls, *Larus fuscus*, nest within my study area. During bad, stormy weather, in particular, they are not willing to undertake their normal feeding flights to the near-by fishing villages but change their diet to young scoters readily available in the nearest vicinity of their colonies. There is a nice correlation between weather and the aggressiveness of the gulls (Koskimies, 1953). At the same time the young scoters are weakened by the weather, by decreased feeding opportunities and perhaps by diseases.

Considering the above facts it seems very probable that the productivity of the Velvet Scoter in the outer archipelago is limited by the general ecological character of the bird, including its general behaviour, its feeding, breeding and rearing habits as well as its physiological adaptations, which do not fit the archipelago environment.

Against this background it sounds paradoxical that the breeding populations of the Velvet Scoter in the whole of the outer archipelago of Finland have steadily increased during the past 10–15 years (Grenquist, 1952; Koskimies and Routamo, 1953a). How is this to be understood? One apparently very important factor is that the breeding adult

females are very long-lived and extremely "ortstreu". Ringing results have shown that of females nesting on the study area in one year at least 80% will survive and nest there (in most cases on the same islet) in the following year (Koskimies and Routamo, 1953b). But even this very low mortality alone may hardly explain the population balance of the Velvet Scoter. It is probable that there is a population influx from somewhere else, where the productivity is better. Whether this is from the inner archipelago or from the inland areas, where the broods survive much better but where the Velvet Scoters nevertheless have steadily decreased during the same period, I do not know. As long as even a slight influx lasts, the breeding populations in the outer archipelago may keep fairly constant, or even increase. But as soon as these areas become dependent on their own productivity alone, the populations will no doubt decline. It will be interesting to see what are the consequences of this phenomenon and for how long a period of time a species like the Velvet Scoter can afford to have its large marginal populations in this kind of biologically entirely "useless" condition.

REFERENCES

Ekman, S. (1922): *Djurvärldens utbredningshistoria på Skandinaviska Halvön.* Stockholm.

Grenquist, P. (1951): *On the Recent Fluctuations in Numbers of Waterfowl in the Finnish Archipelago.* Proc. 10th Int. Orn. Congr. Uppsala: p. 494–496.

– (1952): *Förändringar i ejderns och svärtans förekomst i den finska skärgården,* Summary: *Recent Changes in the Populations of the Eider and the Velvet Scoter in the Finnish Archipelago.* Pap. Game Res. *8:* 81–100.

Koskimies, J. (1949): *Some Methodological Notes Concerning the Waterfowl Census in the Archipelago.* Pap. Game Res. *3:* 1–18.

– (1953): *Selkälokkikysymyksestä,* Summary: *On the Gull Problem.* Suomen Riista *8:* 77–83.

Koskimies, J., and Routamo, E. (1953a): *Zur Fortpflanzungsbiologie der Samtente, Melanitta f. fusca* (L.) I. *Allgemeine Nistökologie.* Pap. Game Res. *10:* 1–105.

– (1953b): *Erään pilkkasiipikannan säilyvyydestä ja paikkauskollisuudesta,* Summary: *The Rate of Survival in a Velvet Scoter Population.* Suomen Riista *8:* 183–184.

Paavolainen, E.-P. (1950): *Piirteitä Porvoon läntisen saaristoalueen linnustosta,* Summary: *On the Bird Fauna of the Western Archipelago of Porvoo.* Suomen Riista *5:* 28–57.

Stegman, B. (1938): *Grundzüge der ornithogeographischen Gliederung des paläarktischen Gebietes.* Faune de l'U.S.S.R. Oiseaux *1:* 77–157.

Tugarinov, A. J. (1952): *Atlas of Economic and Game Birds and Mammals of U.S.S.R.,* vol. 1: *Birds.* Moscow (in Russian).

Veränderungen im Bestand der Vogelwelt des Kopaonik-Gebirges in den letzten fünfzig Jahren

S. D. Matvejev

Institut für Ökologie und Biogeographie der Serbischen Akademie der Wissenschaften, Beograd

Aus der Geschichte der Erforschung der Vogelfauna des Kopaonik-Gebirgsmassivs in Serbien ist zu ersehen, dass in diesem Gebiet vorwiegend in drei Zeitabschnitten intensiv gearbeitet wurde: 1899–1904 von Reiser und Brzaković; 1938–1940 und 1951–1954 von Matvejev. Der bekannte Ornithologe der Balkanhalbinsel, Reiser, arbeitete im Juni 1899 auf dem Kopaonik. Die Ergebnisse wurden 1904 und 1939 veröffentlicht. Das Material befindet sich heute in den Sammlungen des Landesmuseums Bosniens und der Herzegovina in Serajevo, ein kleinerer Teil im Naturhistorischen Museum Serbiens in Beograd. Brzaković sammelte das meiste Material auf dem Kopaonik im Jahre 1903. Seine Feldnotizen sind nicht erhalten, doch befindet sich das gesamte gesammelte Material im Naturhistorischen Museum Serbiens. Eine Durchsicht dieses Materials ergab keine Fehler in den Bestimmungen. Mit unserer Tätigkeit 1938, 1939, 1940 und 1949 (Matvejev und Mitarbeiter) erfassten wir nur die Frühlings- und Sommer-Avifauna des Kopaonik. Die Ergebnisse wurden bereits teilweise veröffentlicht (Matvejev, 1950b). Unsere weiteren Untersuchungen, 1951–1954, wurden innerhalb eines dreijährigen Zyklus allmonatlich durchgeführt. Ein umfangreiches Belegmaterial befindet sich im Ökologischen Institut.

Die neufestgestellten Arten

Auf Grund des Inventars der Arten (Matvejev, 1955), die heute auf dem Kopaonik und dessen Vorgebirge bekannt sind, ergibt sich folgende Liste der für dieses Gebiet «neuen» Arten (beigefügt ist das Jahr der ersten Feststellung):

Corvus cornix 1938
Sturnus vulgaris 1938
Oriolus oriolus 1938
Chloris chloris 1951
Fringilla montifringilla 1951
Emberiza calandra 1949
Emberiza hortulana 1952
Galerida cristata 1949
Anthus campestris 1949
Anthus pratensis 1951
Motacilla flava feldegg 1949
Lanius excubitor 1951
Lanius collurio 1938
Bombycilla garrulus 1952
Muscicapa striata 1951
Muscicapa albicollis 1952
Muscicapa parva 1953
Acrocephalus palustris 1949
Turdus pilaris 1951
Turdus musicus 1951
Oenanthe oenanthe 1938
Oenanthe hispanica 1949
Prunella collaris 1951
Delichon urbica 1939
Apus apus 1938
Caprimulgus europaeus 1939
Merops apiaster 1952
Coracias garrulus 1951

Cuculus canorus 1940
Dendrocopos syriacus 1949
Dendrocopos leucotos lilfordi 1949
Aegolius funereus 1938
Strix aluco 1952
Falco (peregrinus, biarmicus) 1951
Falco subbuteo 1938
Aquila chrysaëtos 1938
Aquila heliaca 1953
Hieraaëtus pennatus 1953
Circaëtus gallicus 1952
Circus macrourus 1951
Accipiter nisus 1938
Accipiter badius 1952
Milvus milvus 1953
Pernis apivorus 1951
Anser sp. 1952
Mergellus albellus 1935
Charadrius dubius 1949
Sterna hirundo 1949
Syrrhaptes paradoxus 1951
Streptopelia turtur 1938
Streptopelia decaocto 1949
Perdix perdix 1939
Coturnix coturnix 1939

Insgesamt 53 Arten.

Bei einer Analyse dieser Liste können wir die Arten wie folgt gruppieren:

1. Wintergäste (9 %): *Fringilla montifringilla*, *Lanius excubitor*, *Bombycilla garrulus*, *Turdus pilaris* und *Mergellus albellus*. Weder Reiser noch Brzaković konnten sie auf dem Kapaonik finden, da sie nur in der warmen Jahreszeit dort tätig waren.

2. Durchzügler (6 %): *Anthus pratensis*, *Turdus musicus* und *Anser* sp. Brzaković und Reiser sammelten zur Zugzeit kein Material.

3. Seltene und unauffällige, ferner schwer zu erbeutende Arten (13 %): *Prunella collaris*, *Dendrocopos leucotos lilfordi*, *Aegolius funereus*, *Strix aluco*, *Falco (peregrinus, biarmicus)*, *Aquila chrysaëtos*, *Hieraaëtus pennatus*.

4. Verbreitete und häufige Arten, die gewöhnlich nicht präpariert werden (15 %): *Oriolus oriolus*, *Oenanthe oenanthe*, *Delichon urbica*, *Apus apus*, *Cuculus canorus*, *Accipiter nisus*, *Streptopelia turtur* und *Coturnix coturnix*.

5. Arten, von denen angenommen werden darf, dass sie innerhalb der letzten 50 Jahre das Gebiet des Kapaonik «eroberten» (40 %):

Sturnus vulgaris
Emberiza calandra
Emberiza hortulana
Galerida cristata
Anthus campestris
Motacilla flava feldegg
Acrocephalus palustris
Muscicapa albicollis
Muscicapa parva
Oenanthe hispanica
Merops apiaster
Coracias garrulus
Dendrocopos syriacus
Aquila heliaca
Circaëtus gallicus
Circus macrourus
Accipiter badius
Milvus milvus
Pernis apivorus
Streptopelia decaocto
Perdix perdix

Insgesamt 21 Arten.

6. Arten, die sich in keine der oben aufgeführten Gruppen sicher einordnen lassen (17 %); es ist nicht klar, weshalb sie vor 50 Jahren nicht gefunden wurden. Hieher gehören Vögel der allerverschiedensten ökologischen Ansprüche: *Corvus cornix*, *Chloris chloris*, *Lanius collurio*, *Muscicapa striata*, *Caprimulgus europaeus*, *Falco subbuteo*, *Charadrius dubius*, *Sterna hirundo* und *Syrrhaptes paradoxus*.

Von den aufgeführten sechs Vogelgruppen interessiert uns nur die fünfte mit 21 Arten, die sich erst in den letzten 50 Jahren hier angesiedelt haben dürften. Alle wurden sowohl im Frühjahr als auch sommersüber gefunden, und für viele ist das Nisten belegt. Um die Gründe für das neuere Auftreten dieser Vogelarten in der Fauna des Kopaoniks zu ermitteln, sollen deren zoogeographische und ökologische Besonderheiten diskutiert werden.

Zoogeographische Analyse

Ihrem heutigen Areal und ihrem Ursprung zufolge gehört die Mehrzahl dieser Vögel dem mediterranen und mongolisch-mediterranen Verbreitungstyp der Fauna im Sinne von KEVE und UDWARDY (1951) und von STEGMANN (1938) an.

Mediterrane Arten: *Motacilla flava* (Gruppe *feldegg*), *Oenanthe hispanica*, *Dendrocopos syriacus*, *Merops apiaster*, *Accipiter badius*, *Streptopelia decaocto*. Die auf dem Kopaonik vertretenen Unterarten dieser Arten sind im östlichen Mittelmeergebiet verbreitet.

Mongolisch-mediterrane Arten: *Anthus campestris*, *Galerida cristata*, *Aquila heliaca*, *Circus macrourus*.

Die Mehrzahl der übrigen weiter verbreiteten Arten (*Sturnus vulgaris*, *Emberiza calandra*, *Emberiza hortulana*, *Coracias garrulus*, *Circaëtus gallicus*, *Milvus milvus*, *Pernis apivorus*, *Perdix perdix*) stammen aus dem Mittelmeergebiet. Ihr heutiges Areal in Europa entstand durch postglaziale Ausbreitung aus dem Mittelmeerraum, vorwiegend aus dessen östlichem Teil (MATVEJEV, 1950a). Demnach sind gegen 85% der neufestgestellten Arten des Kopaoniks orientalischen Ursprungs. Darauf weist auch die Tatsache hin, dass 87% der neuen Vögel im Westen – auf den britischen Inseln oder in Nordwestafrika mit einem Teil der Pyrenäenhalbinsel – nicht vertreten sind; 52% fehlen vollständig in diesen beiden Gebieten und 33% in Westeuropa.

Die Umwandlung der mediterranen Areale in mediterran-europäische (MATVEJEV, 1950a) spielt sich bei der Mehrheit der oben aufgeführten Arten auch heute noch vor unseren Augen ab. Die folgenden breiten sich gegenwärtig nach dem Westen, Nordwesten oder Norden Europas aus: *Sturnus vulgaris*, *Emberiza hortulana*, *Galerida cristata*, *Motacilla flava feldegg*, *Muscicapa parva*, *Muscicapa albicollis*, *Oenanthe hispanica*, *Merops apiaster*, *Dendrocopos syriacus*, *Acrocephalus palustris*, *Accipiter badius*, *Streptopelia decaocto*, *Perdix perdix*. Demzufolge steht ihre kürzlich erfolgte Ansiedlung auf den Kopaonik im Einklang mit der allgemeinen Tendenz der Arealerweiterung, was uns das Recht gibt, sie als *neue* Arten für das engere Gebiet des Kopaonik zu betrachten.

Als allgemeines Ergebnis der zoogeographischen Analyse darf festgehalten werden, dass etwa 40% der neuaufgefundenen Arten (21 von 53) innerhalb der letzten 50 Jahre tatsächlich das engere Gebiet des Kopaoniks erobert haben. Für viele liegt allerdings dieses neueroberte Gebiet tief innerhalb ihres Areals, wie eine «Insel», die vorher ausgespart blieb. Die Besiedlung einer derartigen Insel beweist, dass die Eroberung des neuen Lebensraumes nicht nur in peripheren Teilen des Artareals vonstatten geht, sondern auch beinahe im Mittelpunkt des Areals selber.

Ökologische Analyse

Ein Vergleich der heutigen Lebensbedingungen der auf dem Kopaonik neugefundenen Vogelarten mit den optimalen und normalen Verhältnissen, unter denen sie in Serbien und Mazedonien leben, ergibt, dass sämtliche Arten auf dem Kopaonik jene Standorte einnehmen, die ihren ökologischen Ansprüchen völlig entsprechen. Die meisten Arten scheinen in geringerer Anzahl als in den anderen Gebieten des östlichen Jugoslawien aufzutreten (*Emberiza calandra*, *E. hortulana*, *Motacilla flava feldegg*, *Anthus*

campestris, *Muscicapa parva*, *Merops apiaster*, *Coracias garrulus*). Vier Arten (*Oenanthe hispanica*, *Dendrocopos syriacus*, *Merops apiaster*, *Streptopelia decaocto*) haben erst nach 1940 auf dem Kopaonik zu nisten begonnen; 1938–1940 wurden sie dort noch nicht vorgefunden. Die statistische Bearbeitung des Materials nach ökologischen Gesichtspunkten ergibt folgende Resultate:

1. Die Mehrzahl der neufestgestellten Arten (81 %) nistet nur in niedrigen Lagen, bis zur oberen Grenze der Eiche (etwa 1200 m). Nur 14% nisten bis zur oberen Laubwaldgrenze (Buche), und nur 5 % auch in der Bergregion über 1600 m (im Nadelwaldgürtel).

2. Hinsichtlich der Standorttypen während der Brutzeit können die neuen Vogelarten des Kopaoniks folgendermassen aufgeteilt werden: Waldbewohner 9%; in Obstgärten und Eichenhainen inmitten der Getreidefelder 23 %; in Kahlfelsen, Steingeröll, Strauchwerk und buschbegrenzten Feldern, sowie Raubvögel, die sich der Jagd in offener Landschaft angepasst haben, 62%; sonstige Arten 6%. Demnach meidet die Mehrzahl der Arten (etwa 85 %) Wälder und sucht offenes Gelände auf.

3. Unter der Voraussetzung, dass der Zugstypus einen ökologischen Charakter darstellt, ist besonders darauf hinzuweisen, dass der grösste Teil der neuen Arten (67%) zu den Zugvögeln gehört, die weite Wanderungen ausführen. Standvögel sind nur 14%. Die übrigen Arten sind Strichvögel (19 %), die wintersüber für kurze Zeit aus dem Gebiet des Kopaoniks nach dem Süden der Balkanhalbinsel abwandern.

Noch um die Jahrhundertwende waren der Kopaonik und seine Abhänge stark bewaldet. Überall in den Niederungen gab es dichte Eichen- oder Eichenmischwälder, die bis ins Ibartal hinabreichten. Während unserer Arbeit auf dem Kopaonik mit dem Botaniker Rudski in den Jahren 1938–1940 trafen wir auf schöne Schwarzkieferwälder und Eichenkomplexe im Vorgebirge. Heute (1954) ist von der Mehrzahl dieser Wälder nur Gebüsch übriggeblieben. Die Fichtenwälder wiesen zahlreiche alte Stämme von 30 bis 40 m Höhe auf, jetzt befindet sich dort ausschliesslich Jungwald. Aus diesen Angaben ist ersichtlich, dass sich im Verlauf der letzten 50 Jahre ein Prozess der Verkahlung des Geländes, insbesondere der Niederungen, abgespielt hat. In Verbindung damit haben sich auch die Lebensbedingungen und die Fauna wesentlich verändert; an Stelle waldbewohnender Arten stellten sich Vögel des offenen Geländes ein.

Die verschwundenen Arten

Aus dem Gebiet des Hohen Kopaoniks sind in den letzten 50 Jahren folgende Vogelarten vollkommen verschwunden (beigefügt ist das letze Fundjahr):

Pyrrhocorax graculus 1940	*Picoïdes tridactylus* 1903
Parus atricapillus 1903	*Scolopax rusticola* 1899
Tichodroma muraria 1940	*Tetrastes bonasia* 1939
Sylvia borin 1903	*Tetrao urogallus* 1938

Ihrem heutigen Areal und ihrer Herkunft zufolge gehören vier dem boreal-sibirischen Faunentypus (im Sinne von Stegmann, 1938; Keve und Udvardy, 1951) an: *Parus atricapillus*, *Picoïdes tridactylus*, *Tetrastes bonasia*, *Tetrao urogallus*. Ihr Hauptareal befindet sich in der Zone der Nadelwälder (Taiga) im Norden Eurasiens. Im Süden sind sie inselförmig

in den boreal-alpinen Wäldern der europäischen und asiatischen Hochgebirge verbreitet, wohin sie zur Glazialzeit gelangten. Zwei tibetanische Arten (*Pyrrhocorax graculus* und *Tichodroma muraria*) haben unsere Berge gleichfalls während der Glazialzeit besiedelt; ihr Hauptareal umfasst heute das zentralasiatische Gebirgsmassiv, während sie in den südeuropäischen Gebirgen inselförmige Areale haben. Die Waldschnepfe (*Scolopax rusticola*) stammt aus den feuchten Wäldern Eurasiens. Nach ihrer heutigen Verbreitung steht sie der boreal-sibirischen Gruppe am nächsten, ist jedoch südlicherer Herkunft.

Die Mehrzahl der Vögel, die heute nicht mehr im Kopaonik-Gebiet nisten, sind solche aus kühlen, feuchten und dichten Wäldern des Taigatypus. Auch zwei weitere Arten (*P. graculus*, *T. muraria*) leben in kühler und feuchter Umgebung. Es wurde bereits darauf hingewiesen, dass auf dem Kopaonik in den letzten 50 Jahren der Wald in zunehmendem Masse geschlagen worden ist. Die heute noch bestehenden Bestände sind stark gelichtet; sie werden als Viehweiden genutzt, haben ihren einstigen Urwaldcharakter verloren und werden von Jägern, Hirten und Waldarbeitern immer häufiger aufgesucht. Es fehlt an Deckung und Ruhe, beides wesentliche Voraussetzungen für das Vorkommen von *Tetrao urogallus*, *Tetrastes bonasia* und *Scolopax rusticola* (Matvejev, 1950b). Das Verschwinden aller dieser Vögel aus der Biocönose des Kopaoniks ist demzufolge durch die unmittelbaren und mittelbaren Veränderungen der ökologischen Verhältnisse bedingt.

Zusammenfassend stellen wir fest, dass die auffälligen Veränderungen, welche sich gegenwärtig in der Avifauna des Kapaonik-Gebietes abspielen, im Zurückweichen der eiszeitlichen Einwanderer und dem Vordringen mediterraner und mongolisch-mediterraner Faunenelemente bestehen. Dieser Vorgang stellt eine charakteristische Phase in der faunengeschichtlichen Entwicklung ganz Mittel- und Südosteuropas dar.

LITERATUR

Keve, A., and Udvardy, M. D. F. v. (1951): *Increase and Decrease of the Breeding Range of some Birds in Hungary*. Proc. 10th Int. Orn. Congr. Uppsala: 468–476.

Matvejev, S. (1950a): *Problem porekla faune ptica Srbije – Biogeografska analiza*. Zborn. Rad. Inst. Ekol. Biogeogr. Srpske Ak. Nauka Beograd, knj. 1.

– (1950 b): *Rasprostranjenje i život ptica u Srbiji* (Ornithogeographia Serbica). Academie Serbe des Sciences, Monographies *161*, Beograd.

– (1955): *Istorijat proucavanja ornitofaune Kapaonika* (Geschichte der Erforschung des Kopaonik-Gebirges). Glasnik Prirodnjačkog muzeja srpske zemlje. Ser. B, knj. *7*, Beograd.

Reiser (Rajzer), O. (1904): *Izvestaj o uspjehu ornitoloskih putovanja u Srbiju godina 1899 i 1900*. Glasnik Zem. Muz. Bosn., Serajevo.

– (1939): *Materialien zu einer Ornis Balcanica*. 1. *Bosnien und Herzogowina nebst Teilen von Serbien und Dalmatien*. Wien.

Stegmann, B. (1938): *Principes généraux des subdivisions ornitho-géographiques de la région paléarctique*. In: Faune de l'U.R.S.S. [N.S.], n° 19. Moscou-Léningrad.

Über die Anwendung der quantitativen Untersuchungsmethode zur Ermittlung der regionalen Verbreitung und der Zahl der Vögel in Finnland

Einari Merikallio
Kerava, Finnland

Die Tätigkeit J. A. Palméns und A. J. Melas (Malmberg) am Ende des vorigen Jahrhunderts hatte in Finnland eine Steigerung des allgemeinen Interesses für die Ornithologie zur Folge. Unter anderem zeigte sich dies im Erscheinen mehrerer lokalfaunistischer Publikationen, in welchen, nach Anleitung Palméns, Untersuchungen vom topographischen Gesichtspunkt aus einen wichtigen Teil bilden. Die Quantität versuchte man durch Ausdrücke wie «recht allgemein», «allgemein», «ziemlich allgemein» usw. anzugeben. Der Inhalt solcher Termini ist natürlich sehr subjektiv; sie konnten mit der Zeit den Forderungen der Wissenschaft nicht mehr genügen. Vom Jahre 1907 an begannen Ergebnisse quantitativer Untersuchungen kleinerer Gebiete in der Literatur unseres Landes zu erscheinen, und 1921 erschien die erste, ein ausgedehnteres Gebiet umfassende avifaunistische Arbeit, deren Quantitätstermini auf vollständig quantitativer Grundlage fussten (Merikallio, 1921).

Ein bemerkenswertes Ereignis in der Geschichte der quantitativen Forschung in Finnland bildete die Publikation der Untersuchungen von Pontus Palmgren im Jahre 1930, eines Werkes, das auf dem Gebiete der quantitativen Forschung einen lebhaften Aufschwung hervorrief und insbesondere die Wichtigkeit der Biotopforschung betonte. Nach dieser Arbeit Palmgrens sind viele umfassende, auf quantitativer Grundlage aufgebaute ornithologische Gebietsbeschreibungen erschienen, von deren Verfassern Välikangas (1937), Kalela (1938) und Soveri (1940) hier erwähnt seien. Auch der quantitativen Untersuchung der Seevogelfauna ist viel Aufmerksamkeit gewidmet worden. Von den zahlreichen Forschern, die auf diesem Gebiet gearbeitet haben, seien Bergman, v. Haartman und Grenqvist genannt.

Ich habe im Jahre 1941 die sogenannten neueren quantitativen Forschungen begonnen und bis jetzt fortgesetzt. Von den Zwischenergebnissen dieser Arbeit seien die Publikationen von 1946 und 1951 erwähnt, in denen bereits versucht worden ist, von der Anzahl und Verbreitung der Vögel im ganzen Lande einen Begriff zu geben. Zu diesem Zweck war das Land mit Hilfe eines Gradnetzes in 10 (oder noch mehr) Sektoren oder Quadrate eingeteilt worden. Späterhin hat sich jedoch erwiesen, dass diese Einteilung für eine wissenschaftliche Darstellung der Verbreitung weniger geeignet ist, da die erwähnten Sektoren und Quadrate keine in bezug auf die Vogelfauna einheitlichen Gebiete umschliessen. Der regionalen Forschung fiel es schwer, mit ihrer Hilfe zu operieren.

Im Jahre 1859 hatten Nylander und Saelan auf Grund der historischen Provinzen Finnlands eine naturhistorische Gebietseinteilung zur Darstellung der Verbreitung der Pflanzen und Tiere Finnlands ausgearbeitet. Da diese sich aber gleichfalls als ungeeignete Grundlage für eine wissenschaftlichere Klarlegung der Vogelverbreitungen erwies, indem sie biogeographisch einheitliche Gebiete zerteilte, machte man sich daran, eine neue Grundlage zu suchen. Die von Cajander und anderen festgestellten Waldtypen sowie die Bonitätsklassifizierung der Vegetationsformen im allgemeinen haben schliess-

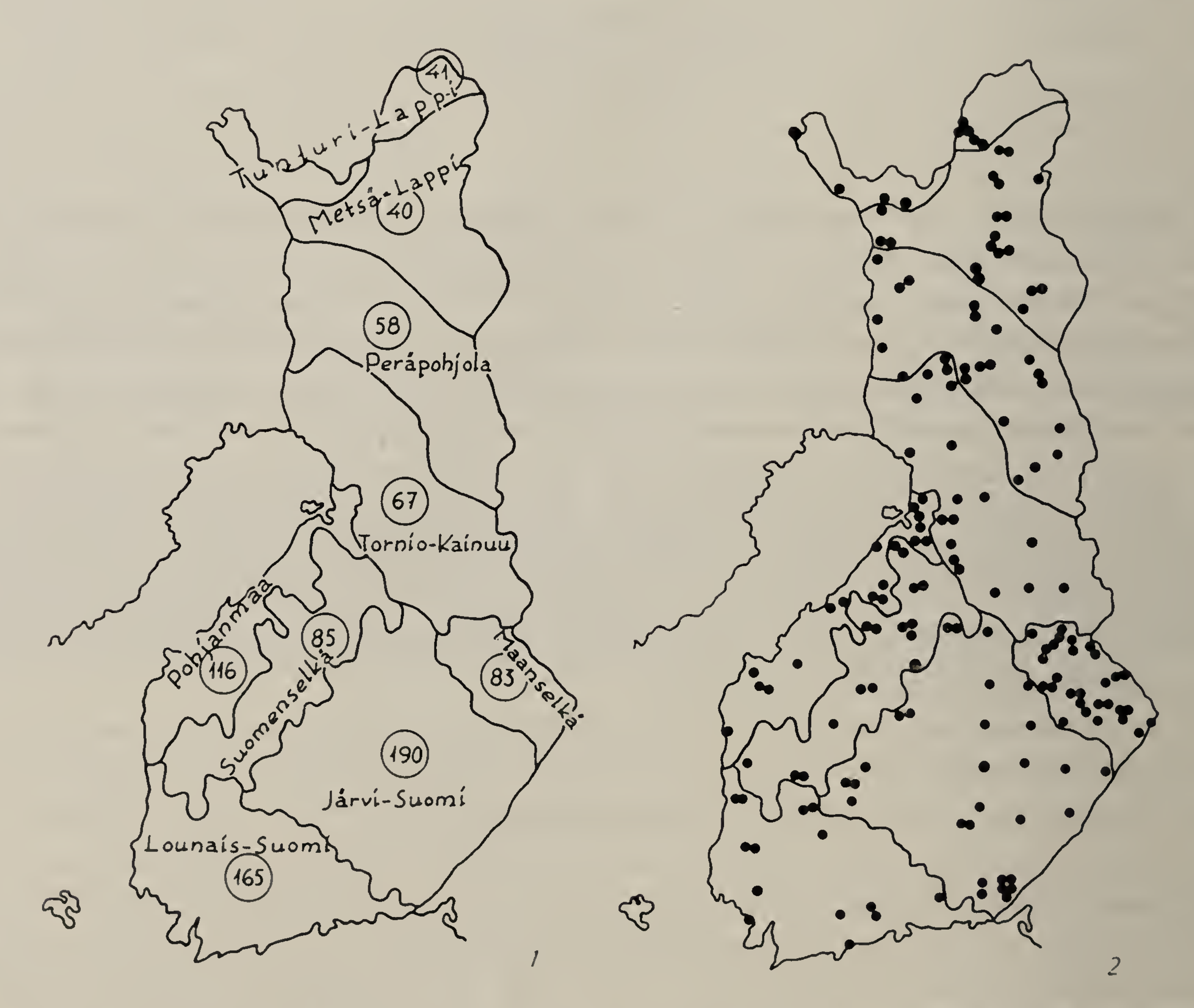


Abbildung 1. Die biologischen Provinzen Finnlands und deren allgemeine Vogeldichte (Paare/km²).
Abbildung 2. Die Verteilung der neueren Linientaxierungen (1941–1953).

lich zu einer biologischen Gebietseinteilung auf Grund der Fruchtbarkeit des Bodens geführt. Aus der von Linkola (1922) ausgearbeiteten Gebietseinteilung hat dann Kujala (1936) die Vegetationsgebiete Finnlands weiterentwickelt, und zwar basierend auf den von klimatischen Verhältnissen und anderen den Standort betreffenden Faktoren gebildeten Zonen der Vegetation. Auf Grund der Vegetationsgebiete Kujalas hat Kalela zuerst die Verbreitung der Fauna Finnlands beschrieben. Auch Ilvessalo hat Linkolas Einteilung in Fruchtbarkeitsprovinzen zur Basis genommen, als er 1930, und auch später, die Ergebnisse der staatlichen Linientaxierung über die Waldvorräte Finnlands darlegte.

Im Rahmen der nur unbedeutend geänderten naturhistorischen Gebietseinteilung Kujalas (Abb. 1) habe ich mit Hilfe des in den Jahren 1941–1953 von mir gesammelten quantitativen Materials die Dichten, Dominanzwerte und Quantitäten der Vögel Finnlands berechnet. Diese quantitative Statistik ist das Resultat von Zählungen auf einer Linie von insgesamt 764,2 km Länge und umfasst beinahe 50000 (49228) Vögel. Abbildung 2 zeigt die Lage der Untersuchungspunkte; die meisten Punkte entsprechen einer Linie von 4 oder 8 km Länge.

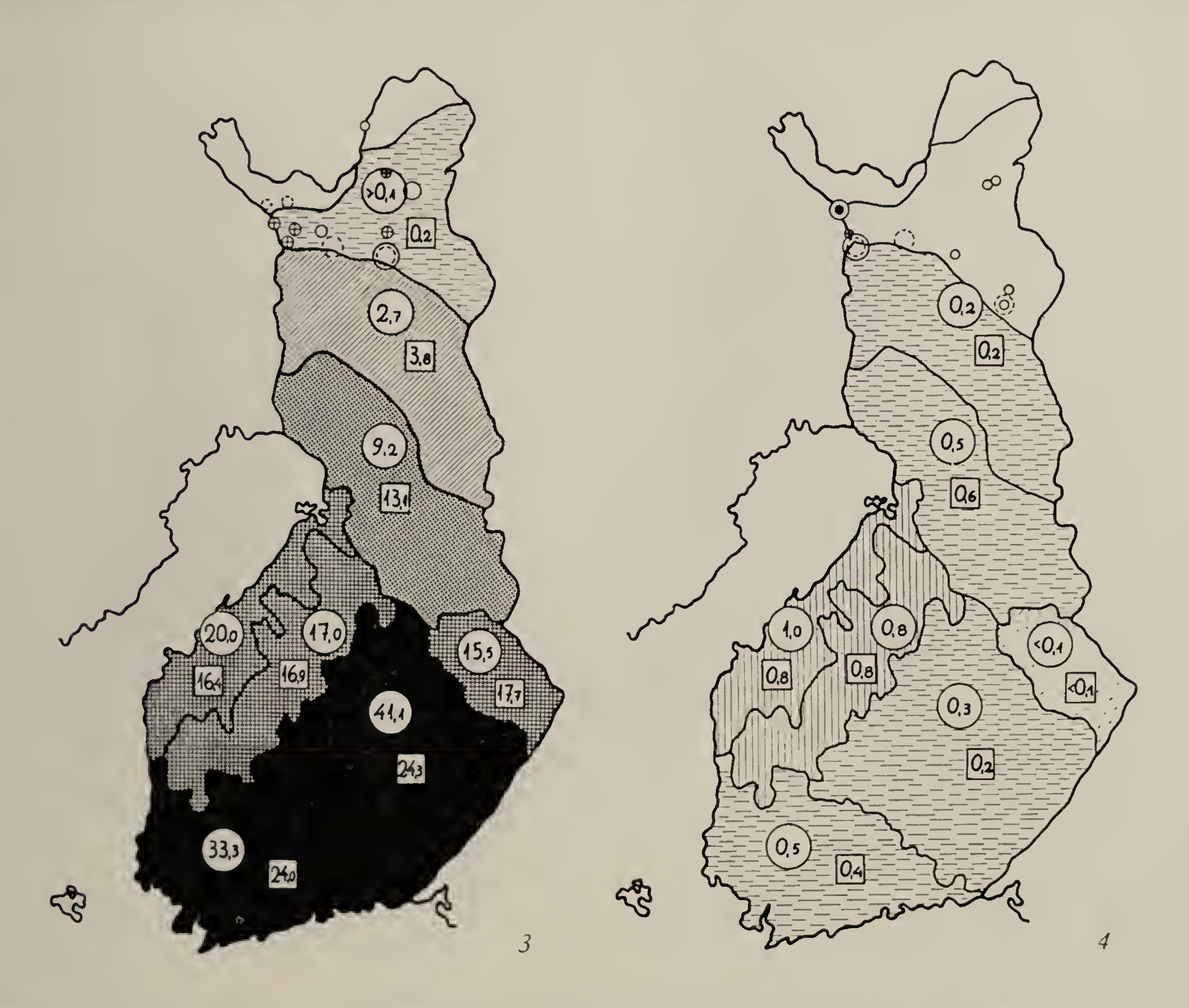


Abbildung 3. Die Dichte- (in Kreisen) und Dominanzwerte (in Quadraten) von *Fringilla coelebs* in den verschiedenen Provinzen. Die nördlichsten Einzelfunde zur Brutzeit sind gesondert eingetragen (ausgezogene Kreise beziehen sich auf Funde von 1930 bis 1953, gestrichelte Kreise auf solche älteren Datums).

Abbildung 4. Die Dichte- und Dominanzwerte von *Emberiza hortulana*.

Die erste Karte (Abb. 1) zeigt auch die allgemeine Vogeldichte (das heisst Anzahl Paare je Quadratkilometer). Die geringen Dichten des rauhen Maanselkä (83) und Suomenselkä (85) sind bemerkenswert, verglichen mit der hohen Vogeldichte von See-Finnland. Im Wechsel der Vogeldichte spiegelt sich deutlich Linkolas Karte über die Verteilung der Bodenfruchtbarkeit wieder. Dass auch das fruchtbare SW-Finnland hinter See-Finnland zurückbleibt, erklärt sich dadurch, dass Wälder, in denen die Vogeldichte grösser ist als in Anbaugebieten, in SW-Finnland 65 %, in See-Finnland aber 80% der Fläche bedecken.

Auch die Dichten und die Dominanzwerte (das heisst der prozentuale Anteil an der gesamten Vogelfauna) verschiedener Vogelarten verändern sich in bedeutendem Masse von einer Provinz zur andern. Die Statistik zeigt, in welchem Teile des Landes die besagten Werte am grössten sind. Sie entscheidet ferner auch, welche Arten als nördliche, welche als südliche, östliche usw. zu betrachten sind und welche Arten wiederum sich mehr oder minder gleichmässig über das Land verbreitet haben.

Da bei der Anwendung von Quantitätstermini in Finnland keine Einheitlichkeit

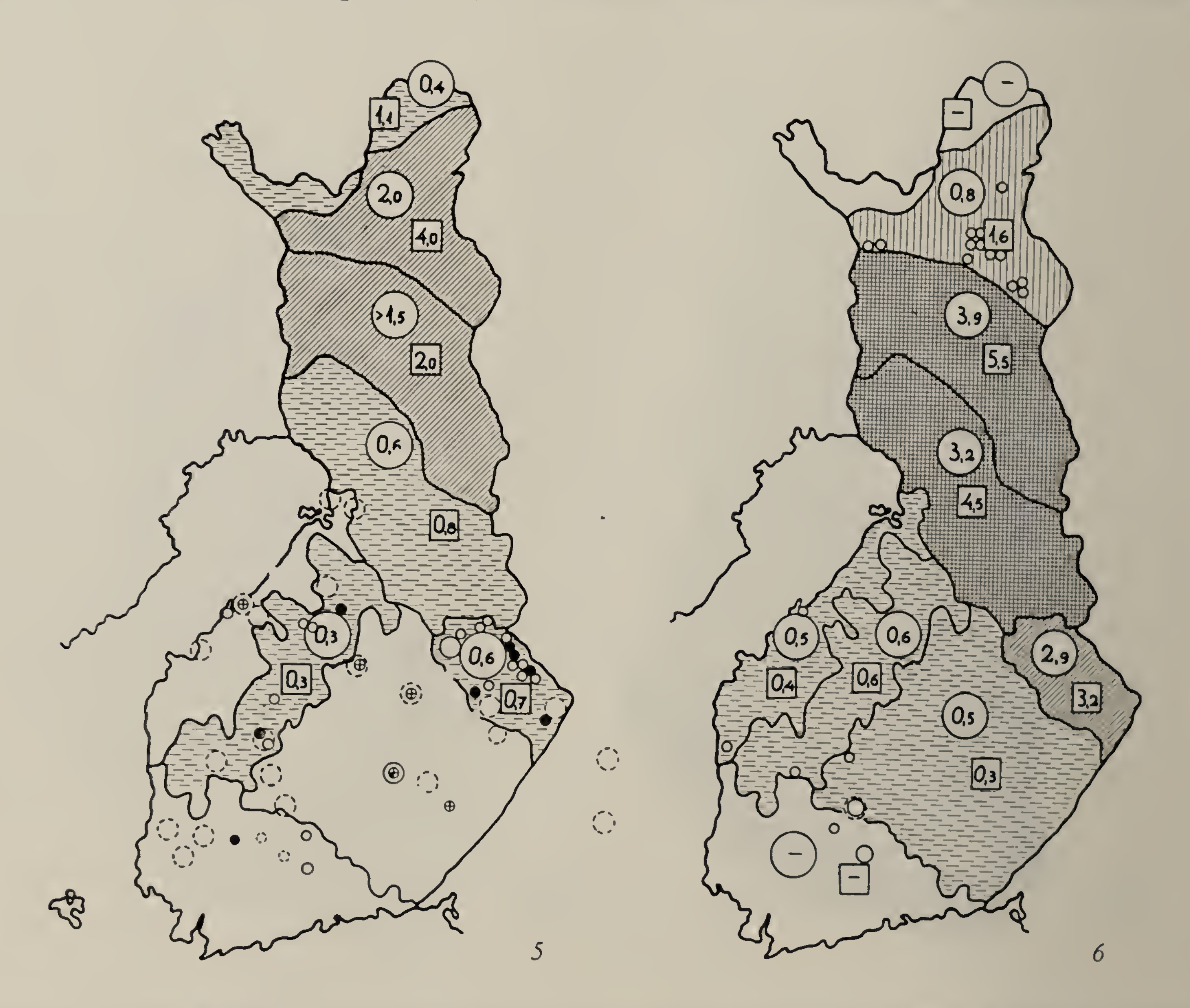


Abbildung 5. Die Verbreitung von *Cractes infaustus*. Die mittelgrossen und kleinen Kreise stellen Einzelfunde aus der Brutzeit dar (ausgezogene Kreise: 1930–1953; gestrichelte Kreise: ältere Funde; ausgefüllte Kreise: Nestfunde 1930–1953; Kreis mit Kreuz: ältere Nestfunde).

Abbildung 6. Die Dichte- und Dominanzwerte von *Emberiza rustica*.

besteht, habe ich zusammen mit Dr. KALELA folgende Bezeichnungen der Mengenklassen der finnischen Fauna vorgeschlagen:

25 und mehr Paare/km² = äusserst zahlreich,
13 –25 Paare/km² = besonders zahlreich,
6 –13 Paare/km² = sehr zahlreich,
3 – 6 Paare/km² = zahlreich,
1,5 – 3 Paare/km² = ziemlich zahlreich,
0,7 – 1,5 Paare/km² = zerstreut,
0,1 – 0,7 Paare/km² = ziemlich spärlich,
0,05– 0,1 Paare/km² = spärlich,
0,05 und weniger Paare/km² = sehr spärlich.

Es folgen einige Beispiele, die das vorhin Erwähnte beleuchten.

Im waldigen See-Finnland ist der Höchstwert der Dichte des Buchfinken (*Fringilla coelebs*) 41 Paare je Quadratkilometer (Abb. 3). Sein Vorkommen ist dort also äusserst zahlreich. Der Dominanzwert 24,3 zeigt, dass jeder vierte Vogel dort, ebenso wie in SW-Finnland, ein Buchfink ist. Nach Norden hin nimmt die Dichte des Buchfinken schnell ab. Im übrigen Südfinnland ist er noch äusserst zahlreich, in Tornio-Kainuu sehr zahlreich, in Perä-Pohjola ziemlich zahlreich und in Wald-Lappland ziemlich spärlich.

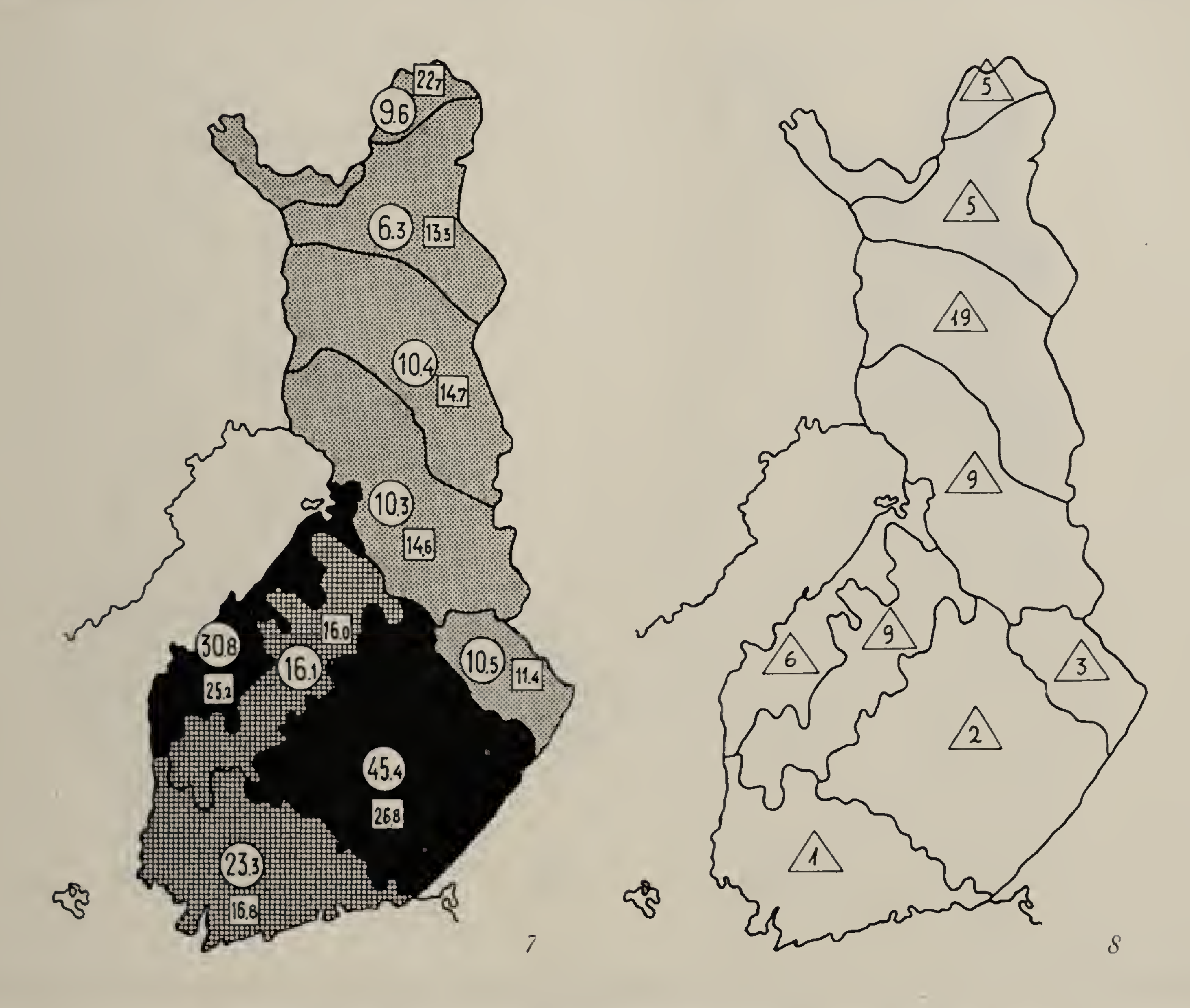


Abbildung 7. Die Dichte- und Dominanzwerte von *Phylloscopus trochilus*.
Abbildung 8. Die Verbreitung von *Grus grus* in Finnland.

In Fjeld-Lappland wurde der Buchfink kein einziges Mal auf dem Linienstreifen angetroffen, doch sind dort drei während der Nistperiode gemachte Funde bekannt.

Die Verbreitung von *Emberiza hortulana* (Abb. 4) trägt ein so stark westliches Gepräge, dass man sie ebensogut als südliche wie als westliche Art bezeichnen könnte. Die Dichte und auch die Dominanz in Pohjanmaa und Suomenselkä beträgt das Doppelte derjenigen SW-Finnlands und mehr als das Zwanzigfache von Maanselkä.

Cractes infaustus (Abb. 5) ist ein nördlicher Bewohner der Nadelwälder Finnlands. Seine Höchstwerte finden sich in Metsä-Lappi (Wald-Lappland). Nach Südfinnland dringt sein Verbreitungsgebiet zungenartig in Suomenselkä und Maanselkä ein, hier-

durch, zusammen mit vielen anderen Arten, den nördlichen Charakter der sumpfigen Wasserscheidengebiete anzeigend.

Die Hauptmasse von *Emberiza rustica* (Abb. 6) ist von Osten her nach Finnland eingedrungen, und zwar hauptsächlich über Tornio-Kainuu und Peräpohjola, wo sich die Höchstwerte der Dichte und Dominanz finden.

Phylloscopus trochilus (Abb. 7), der zusammen mit *Fringilla coelebs* die in Finnland weitaus zahlreichste Vogelart ist, erreicht seine Höchstwerte in den laubwaldreichen Pro-

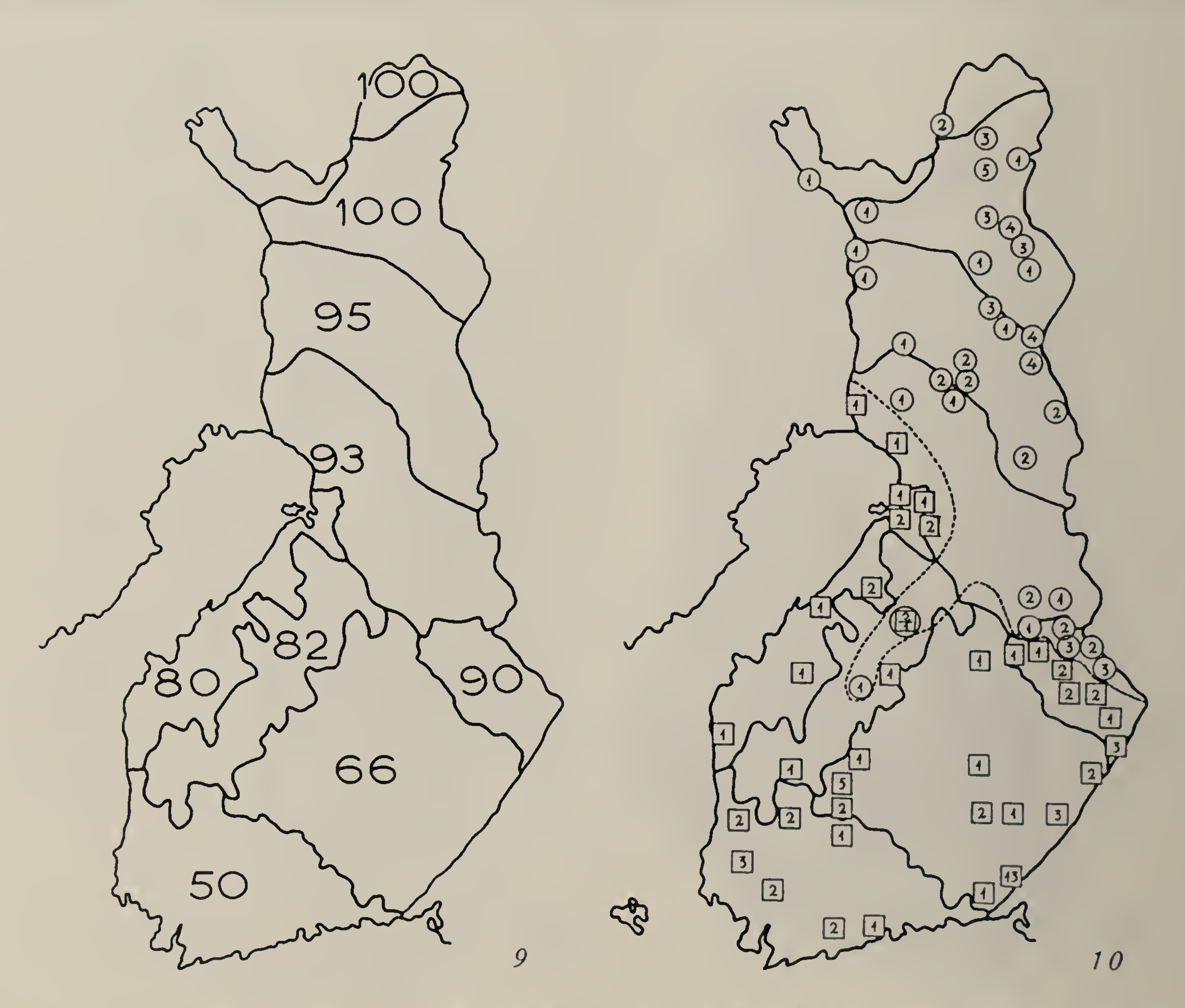


Abbildung 9. Der Anteil von *Motacilla flava thunbergi* (die angegebenen Prozentzahlen) und von *Motacilla flava flava* an der gesamten Population von *Motacilla flava*.

Abbildung 10. Die Dominanzgebiete von *Cractes infaustus* (Kreise) und *Garrulus glandarius* (Quadrate).

vinzen See-Finnland und Pohjanmaa. Die Vorherrschaft der Birke in Tunturi-Lappi (Fjeld-Lappland) verursacht eine zweite Steigerung, die insbesondere hinsichtlich der Dominanz erheblich ist (22,7).

Die Dichteziffern von *Grus grus* (Abb. 8) sind so niedrig, dass die hier folgenden Zahlen (in Dreiecken) von der Verbreitung des Vogels ein besseres Bild geben dürften. Diese Ziffern zeigen die Anzahl der auf einer 100-km-Strecke angetroffenen Kranichpaare. Die Provinz Peräpohjola ist also an Kranichen weitaus am reichsten, dagegen das von Menschen dichter bewohnte SW-Finnland und See-Finnland am ärmsten, was zum grossen Teil als Verdrängung durch die Kultur zu verstehen ist.

Die quantitative Statistik beleuchtet auch einige Rassenfragen. Die zugehörige Karte (Abb. 9) zeigt den Anteil von *Motacilla flava thunbergi* an der gesamten Population von *Motacilla flava*. In Lappland (Lappi) ist die Dominanz hundertprozentig. Die hohen Ziffern von Suomenselkä und Maanselkä weisen wiederum auf die stark nördliche Prägung der betreffenden Provinzen hin. In SW-Finnland ist *Motacilla flava flava* gleich stark vertreten.

Das quantitative Material gibt auch ein klares und interessantes Bild von den gegen-

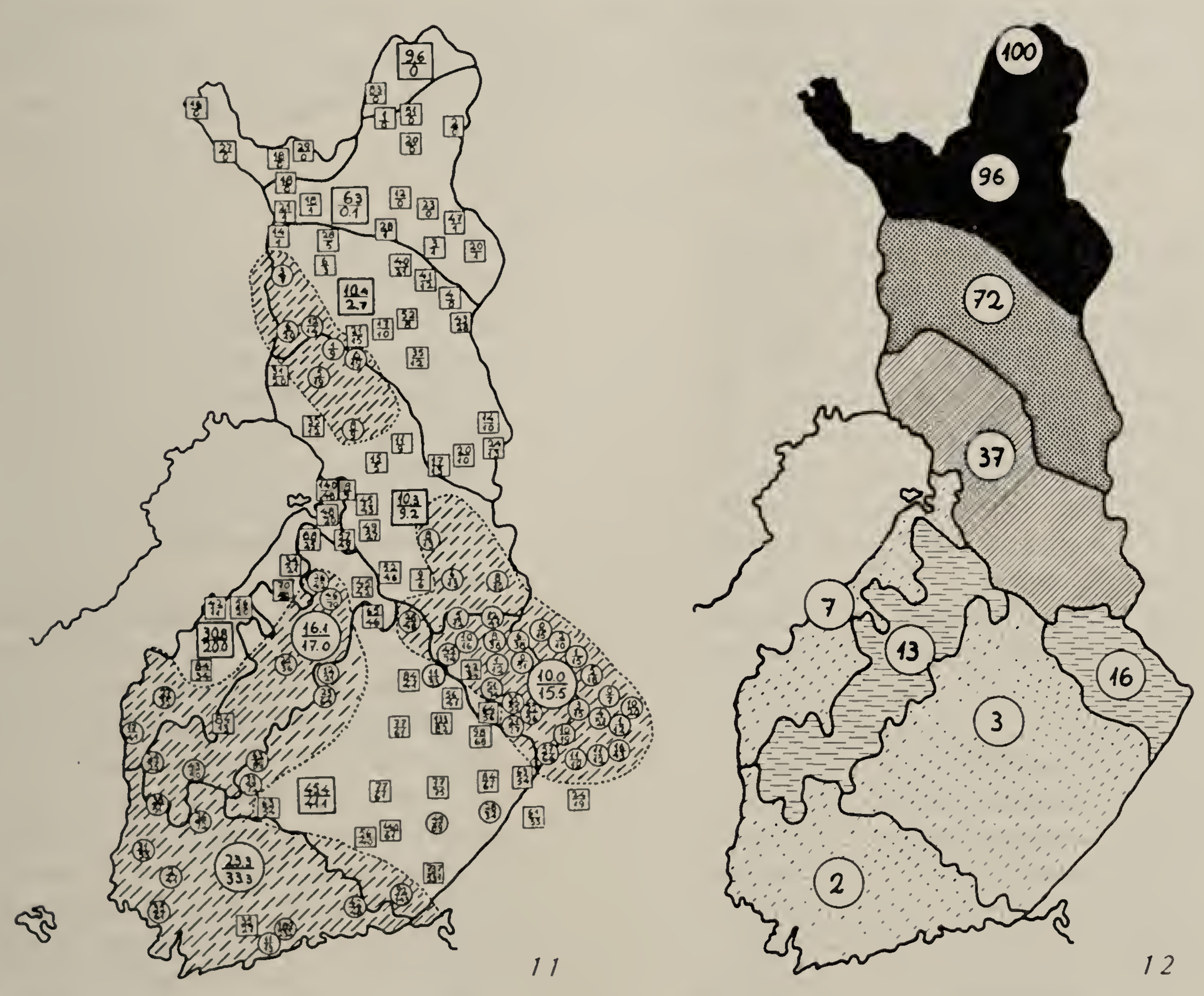


Abbildung 11. Das Dominanzverhältnis von *Phylloscopus trochilus* und *Fringilla coelebs*. Erläuterung im Text.

Abbildung 12. Das Gepräge der Nördlichkeit der Avifauna in den verschiedenen Provinzen Finnlands.

seitigen Dominanzverhältnissen der verschiedenen Vogelarten, insbesondere naheverwandter Arten. So veranschaulicht Abbildung 10 die Verbreitung von *Cractes infaustus* und von *Garrulus glandarius*. In den Kreisen steht die Anzahl der angetroffenen *Cractes infaustus*-Paare, in den Quadraten diejenige der *Garrulus glandarius*-Paare. Nur in einem von ihnen ist man auf der Linie beiden Arten begegnet (Haapajärvi). Die gestrichelte Linie bezeichnet eine klare Dominanzgrenze.

Das Dominanzverhältnis der zwei in Finnland völlig vorherrschenden Arten dürfte nicht ohne Interesse sein. In den Quadraten (Abb. 11) dominiert *Phylloscopus trochilus*, in den Kreisen *Fringilla coelebs*. Die gestrichelten Flächen sind Dominanzgebiete von

Fringilla coelebs, in den hellfarbigen herrscht *Phylloscopus trochilus* vor. In den grossen Kreisen und Quadraten sehen wir die provinziellen Dichtewerte, diejenigen von *Phylloscopus trochilus* oberhalb und von *Fringilla coelebs* unterhalb des Striches.

Abbildung 12 zeigt das Gepräge der Nördlichkeit in den verschiedenen Provinzen Finnlands. Von 100% in Tunturi-Lappi (Fjeld-Lappland) sinkt die Ziffer in SW-Finnland auf 2%. Die hohen Ziffern von Suomenselkä und Maanselkä sind, verglichen mit See-Finnland, bemerkenswert.

In Tabelle 1 gebe ich ein Verzeichnis der Anzahl Vogelpaare der verschiedenen in Finnland brütenden Arten (in Klammern die Wasservögel und auch Arten oder Zahlen, zu deren Schätzung weniger quantitatives Material vorhanden ist).

TABELLE 1

Nr.	Art	Paare
1.	*Phylloscopus trochilus* (L.)	6300000
2.	*Fringilla coelebs* L.	5600000
3.	*Anthus trivialis* (L.)	1750000
4.	*Parus atricapillus* L.	1650000
5.	*Emberiza citrinella* L.	1100000
6.	*Muscicapa striata* (Pall.)	900000
7.	*Sylvia borin* (Bodd.)	750000
8.	*Parus cristatus* L.	750000
9.	*Phoenicurus phoenicurus* (L.)	590000
10.	*Regulus regulus* (L.)	530000
11.	*Turdus ericetorum* Turton	530000
12.	*Loxia curvirostra* L.	520000
13.	*Turdus pilaris* L.	490000
14.	*Turdus musicus* L.	480000
15.	*Emberiza rustica* Pall.	440000
16.	*Erithacus rubecula* (L.)	430000
17.	*Fringilla montifringilla* L.	420000
18.	*Lyrurus tetrix* (L.)	380000
19.	*Motacilla flava* L.	370000
20.	*Carduelis spinus* (L.)	370000
21.	*Saxicola rubetra* (L.)	360000
22.	*Carduelis flammea* (L.)	350000
23.	*Hirundo rustica* L.	340000
24.	*Parus major* L.	320000
25.	*Parus cinctus* Bodd.	320000
26.	*Oenanthe oenanthe* (L.)	320000
27.	*Phylloscopus collybita* (Vieill.)	310000
28.	*Motacilla alba* L.	300000
29.	*Muscicapa hypoleuca* (Pall.)	300000
30.	*Tetrastes bonasia* (L.)	270000
31.	*Alauda arvensis* L.	250000
32.	*Tetrao urogallus* L.	240000
33.	*Sylvia communis* Lath.	240000
34.	*Passer domesticus* (L.)	230000
35.	*Cractes infaustus* (L.)	180000
36.	*Sturnus vulgaris* L.	180000
37.	*Garrulus glandarius* (L.)	160000
	(*Anas platyrhynchos* L.	160000)
38.	*Corvus corone* L.	160000
39.	*Tringa glareola* L.	150000
40.	*Columba palumbus* L.	150000
41.	*Anthus pratensis* (L.)	150000
42.	*Turdus viscivorus* L.	140000
43.	*Sylvia curruca* (L.)	130000
44.	*Emberiza hortulana* L.	120000
45.	*Lagopus lagopus* (L.)	110000
46.	*Dendrocopos major* (L.)	110000
47.	*Pica pica* (L.)	100000
48.	*Emberiza schoeniclus* (L.)	100000
	(*Anas crecca* L.	100000)
49.	*Capella gallinago* (L.)	80000
	(*Bucephala clangula* (L.)	60000)
50.	*Vanellus vanellus* (L.)	50000
51.	*Pyrrhula pyrrhula* (L.)	50000
52.	*Delichon urbica* (L.)	50000
	(*Anas penelope* L.	50000)
	(*Aythya fuligula* (L.)	50000)
53.	*Loxia pytyopsittacus* Borkh.	40000
54.	*Calcarius lapponicus* (L.)	40000
55.	*Phylloscopus sibilatrix* (Bechst.)	40000
56.	*Picoïdes tridactylus* (L.)	35000
57.	*Numenius phaeopus* (L.)	35000
	(*Anas acuta* L.	35000)
58.	*Parus ater* L.	30000
59.	*Numenius arquata* (L.)	30000
60.	*Certhia familiaris* L.	30000
61.	*Luscinia svecica* (L.)	30000
62.	*Chloris chloris* (L.)	30000
63.	*Riparia riparia* (L.)	(30000)
64.	*Cuculus canorus* L.	24000
65.	*Tringa erythropus* (Pall.)	20000
66.	*Aegithalos caudatus* (L.)	20000
67.	*Limicola falcinellus* (Pont.)	20000
68.	*Apus apus* (L.)	19000
69.	*Tringa nebularia* (Gunn.)	(19000)
70.	*Philomachus pugnax* (L.)	18000

No.	Art	Zahl
71.	*Tringa ochropus* L.	(16000)
72.	*Pinicola enucleator* (L.)	(15 000)
	(*Mergus serrator* L.	15 000)
73.	*Charadrius apricarius* L.	15 000
74.	*Tringa totanus* (L.)	(15 000)
75.	*Aegolius funereus* (L.)	(15 000)
76.	*Parus caeruleus* L.	(15 000)
77.	*Perdix perdix* (L.)	(15 000)
78.	*Acrocephalus schoenobaenus* (L.)	(14000)
79.	*Plectrophenax nivalis* (L.)	13 000
80.	*Jynx torquilla* L.	(13 000)
81.	*Sylvia atricapilla* (L.)	(13 000)
	(*Somateria mollissima* (L.)	12000)
82.	*Lanius collurio* L.	(12000)
83.	*Dryocopus martius* (L.)	(12000)
84.	*Corvus monedula* L.	(11 000)
85.	*Turdus merula* L.	(11 000)
	(*Lagopus mutus* (Montin)	10000)
86.	*Prunella modularis* (L.)	10000
87.	*Asio flammeus* (Pont.)	10000
88.	*Caprimulgus europaeus* L.	9000
89.	*Scolopax rusticola* L.	9000
90.	*Corvus corax* L.	9000
91.	*Eremophila alpestris* (L.)	8000
92.	*Troglodytes troglodytes* (L.)	8000
93.	*Grus grus* (L.)	8000
	(*Sterna paradisaea* (Pont.)	8000)
	(*Aythya ferina* (L.)	8000)
	(*Larus ridibundus* L.	8000)
94.	*Columba oenas* L.	8000
95.	*Tringa hypoleuca* L.	8000
96.	*Surnia ulula* (L.)	7000
97.	*Charadrius hiaticula* L.	7000
98.	*Lymnocryptes minimus* (Brunn.)	6000
	(*Sterna hirundo* L.	6000)
	(*Mergus merganser* L.	6000)
99.	*Falco tinnunculus* L.	6000
100.	*Buteo buteo* (L.)	5 000
	(*Larus canus* L.	5 000)
	(*Melanitta fusca* (L.)	5 000)
	(*Podiceps cristatus* (L.)	5 000)
	(*Podiceps auritus* (L.)	5 000)
101.	*Phalaropus lobatus* (L.)	4000
102.	*Charadrius morinellus* L.	4000
103.	*Emberiza pusilla* Pall.	4000
104.	*Dendrocopos minor* (L.)	4000
	(*Anas clypeata* L.	4000)
	(*Podiceps griseigena* (Bodd.)	4000)
	(*Uria grylle* (L.)	4000)
105.	*Falco subbuteo* L.	3 500
106.	*Buteo lagopus* (Pont.)	3 500
107.	*Bombycilla garrulus* (L.)	3 500
108.	*Lanius excubitor* L.	3 500
109.	*Carpodacus erythrinus* (Pall.)	3 000
	(*Corvus frugilegus* L.	3 000)
110.	*Asio otus* (L.)	3 000
	(*Colymbus arcticus* L.	3 000)
	(*Anas querquedula* L.	3 000)
	(*Larus fuscus* L.	3 000)
111.	*Carduelis cannabina* (L.)	2 500
112.	*Oriolus oriolus* (L.)	2000
113.	*Stercorarius longicaudus* Vieill.	2000
	(*Carduelis hornemanni* (Holb.)	2000)
	(*Syrnium aluco* L.	2000)
114.	*Pernis apivorus* (L.)	2000
	(*Colymbus stellatus* Pont.	2000)
	(*Charadrius dubius* Scop.	2000)
	(*Fulica atra* L.	2000)
	(*Dendrocopos leucotos* (Bechst.)	2000)
115.	*Columba livia* Gm.	2000
116.	*Falco columbarius* L.	2000
117.	*Accipiter nisus* (L.)	2000
118.	*Phylloscopus trochiloides* (Sund.)	1 600
	(*Carduelis carduelis* (L.)	1 500)
	(*Anthus cervinus* (Pall.)	1 500)
	(*Arenaria interpres* (L.)	1 500)
	(*Alca torda* L.	1500)
119.	*Strix uralensis* Pall.	(1 400)
	(*Larus argentatus* Pont.	1 400)
120.	*Crex crex* L.	(1 000)
121.	*Circus cyaneus* (L.)	(1 000)
122.	*Pandion haliaetus* (L.)	(1 000)
	(*Anser fabalis* (Lath.)	1 000)
	(*Aythya marila* (L.)	1 000)
	(*Calidris temminckii* (Leisl.)	1 000)
123.	*Falco peregrinus* Tunst.	(800)
124.	*Accipiter gentilis* (L.)	(800)
125.	*Hippolais icterina* (Vieill.)	(600)
	(*Haematopus ostralegus* L.	600)
	(*Strix nebulosa* Forst.	500)
126.	*Coturnix coturnix* (L.)	(500)
	(*Clangula hyemalis* (L.)	500)
	(*Melanitta nigra* (L.)	500)
	(*Porzana porzana* (L.)	500)
	(*Picus canus* Gm.	500)
	(*Hydroprogne tschegrava* (Lep.)	400)
	(*Larus marinus* L.	350)
127.	*Phylloscopus borealis* (Blas.)	(300)
	(*Bubo bubo* (L.)	300)
	(*Glaucidium passerinum* (L.)	200)
	(*Anser erythropus* (L.)	200)
	(*Larus minutus* Pall.	200)
	(*Stercorarius parasiticus* (L.)	150)
	(*Anser anser* (L.)	130)
	(*Milvus migrans* (Bodd.)	100)
	(*Mergus albellus* L.	100)
	(*Nucifraga caryocatactes* (L.)	100)
	(*Circus aeruginosus* (L.)	80)

128. *Aquila chrysaëtos* (L.)	(80)	(*Cygnus cygnus* (L.)	15)
(*Capella media* (Lath.)	40)	(*Alcedo atthis* (L.)	10)
(*Haliaeetus albicilla* (L.)	30)	(*Ardea cinerea* L.	10)
(*Falco rusticolus* L.	20)	(*Botaurus stellaris* (L.)	10)
(*Calidris alpina* (L.)	20)	Zusammen	32162545

Die verschiedenen Vogelgruppen sind in folgender Weise vertreten:

TABELLE 2

	Paarzahl	Prozent		Paarzahl	Prozent
Passeriformes	29590010	92,0	Podicipitiformes	14000	0,1
Apodiformes	19000	0,1	Colymbiformes	5000	0,1
Caprimulgiformes	9000	0,1	Columbiformes	160000	0,5
Coraciiformes	10	0,1	Charadrii	511200	1,6
Piciformes	176500	0,6	Grues	8000	0,1
Cuculiformes	24000	0,1	Lari	32500	0,1
Strigiformes	39400	c,1	Alcae	5500	0,1
Falconiformes	27910	0,1	Ralliformes	3500	0,1
Ciconiiformes	20	0,1	Galliformes	1025500	3,2
Anseriformes	511445	1,6	Zusammen	32162545	

Ich hoffe, dass ich in dieser kurzen Mitteilung doch ein Bild davon geben konnte, welche Möglichkeiten die quantitative Forschung besitzt, die Verbreitung und Anzahl von Vögeln klarzustellen, und zu welchen Ergebnissen man in Finnland auf diesem Wege gelangt ist.

LITERATUR

ILVESSALO, Y. (1930): *Suomen metsät viljavuusalueittain kuvattuina. Tuloksia vuosina* 1921–1924 *suoritetusta valtakunnan metsien arvioimisesta.* (Summary: The Forests of Suomi [Finland] described by areas of fertility.) Comm. ex Inst. Quaest. Forest. Finl. *15*, Nr. 4: 1–56.

KALELA, O. (1938): *Über die regionale Verbreitung der Brutvogelfauna im Flussgebiet des Kokemäenjoki.* Ann. zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo *5*, Nr. 9: 1–291.

KUJALA, V. (1936): *Kasvillisuus.* Suomen maantieteen käsikirja, Helsinki: 331–370.

LINKOLA, K. (1922): *Zur Kenntnis der Verteilung der landwirtschaftlichen Siedlungen auf die Böden verschiedener Waldtypen in Finnland.* Acta Forest. Fenn. *22*, Nr. 3: 1–67.

MERIKALLIO, E. (1921): *Oulangan seudun ja Kaakkois-Kuolajärven linnusto.* Acta Soc. Fauna Flora Fenn. *48*, Nr. 2: 1–168.

– (1946): *Über regionale Verbreitung und Anzahl der Landvögel,* I. Ann. zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo *12*, Nr. 1: 1–143.

– (1951): *On the Numbers of Land-birds in Finland.* Acta zool. Fenn. *65*: 1–16.

PALMGREN, P. (1930): *Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Südfinnlands, mit besonderer Berücksichtigung Ålands.* Acta zool. Fenn. *7*: 1–219.

SOVERI, J. (1940): *Die Vogelfauna von Lammi, ihre regionale Verbreitung und Abhängigkeit von den ökologischen Faktoren.* Acta zool. Fenn. *27*: 1–176.

VÄLIKANGAS, I. (1937): *Qualitative und quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna der isolierten Insel Suursaari (Hogland) im Finnischen Meerbusen,* I. *Die Landvogelfauna.* Ann. Acad. Sci. Fenn. [A] *45*, Nr. 5: 1–236.

Breeding Cycles in a Constant Equatorial Environment in Colombia, South America

Alden H. Miller
Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley, California

Cyclic reproduction in birds is so much influenced by light and is so obviously held on schedule by it in temperate and subpolar regions, that the virtual absence of this environmental variable on and near the equator poses fundamental questions of cyclic control at these low latitudes. These questions are, do strictly equatorial birds actually show well ordered annual or 12-month cycles? And if so, do proximate factors such as temperature and rainfall impose consistent cycles? And what is the physiologic mechanism for their operation in a uniform light environment?

There is not time on this occasion to review at all adequately the work and speculations engaged in to date on equatorial cycles. We may mention only briefly the extensive review of breeding seasons that appeared in the Ibis for 1950, the papers by Thomson, Moreau, Voous, and Lack having especial reference to equatorial areas. However, it should be noted that these were largely faunistic in approach and sought to develop broad correlations and to bring out ultimate factors or adaptations. The studies by Baker, Marshall, and Harrison (1940) in the New Hebrides dealt with a single bird species (*Pachycephala pectoralis*), but the area concerned lay at 15° S latitude and thus was not ideally close to the equator. Chapin's data (1954) on the Sooty Terns of equatorial Ascencion Island reveal inherent elements of rhythm uncoerced by the physical environment. The result is a 9-month cycle. The population is apparently kept in phase by social behavioral stimuli – the Fraser Darling effect. With the exception of the Sooty Tern case, however, equatorial 12-month cycles, double or single, are reported to be the rule; there are only a few species recorded as acyclic on a population basis (see especially Voous, 1950).

The southern Magdalena River valley in the interior of Colombia, South America, is a semiarid basin, the floor of which lies at 1000 to 1500 feet elevation. It is thus to be classed as arid tropical, and in the area of our study the vegetation is a thorn scrub, varying from closed continuous low cover to open scrub, and to badlands and plains. The center of operations was Villavieja, all birds used in the investigation having been taken within a 10-mile radius of this town. Villavieja lies at 3°12′ north latitude.

The light variation this close to the equator is of very slight amplitude. The longest day in June would be only 22 minutes longer than the shortest day in December. Increments of light per week are less than one minute, or about 7 seconds a day. These are changes that cannot be expected to elicit responses in the photosensitive mechanism of any vertebrate.

Records were kept of maximum midday shade temperatures at our field camps. The constancy of monthly averages which we recorded is similar to that reported by BAKER and HARRISON (1936) at 15° S where the range of the monthly mean (average of daily maxima and minima) was 2·4° C. In Colombia the range of average monthly maxima was 2·5°, based on adequate data for 7 months spaced around the year.

Rainfall records were kept by our parties without benefit of standard rain guages. Whenever rain fell in a 24-hour period, it was estimated as to amount in one of the following categories: trace, 1/10″, 1/4″, 1/2″, 1″. These estimates were checked from time to time with measurements of water collected in straight-walled containers set in the open. Typically the rainfall is sporadic in the area, and the annual total appears to be small for a tropical region; it probably is about 38 inches. In every section of the year periods of 5 to 10 consecutive days without rain may be expected; only rarely are there longer periods without some precipitation. Estimates of monthly rainfall for 8 periods spaced around the year show a range from 2 inches to 6 inches, but most months receive 3 inches. This situation may be compared with that in the New Hebrides study area of BAKER and his associates where the average in any one month was 3 1/2 to 21 inches, the annual average being 122 inches. The rainfall there was not only much greater but showed much greater seasonal extremes.

The Magdalena area, then, experiences no striking wet and dry seasons. Our records and the reports of local residents indicate a somewhat wetter period in October and November than the following dry period in February. The latter is probably not significantly different from the remainder of the year. Vegetative growth and flowering may be expected at any time and severe drying out of plants and soil may occur at any season except probably October and November. The number of daytime periods without rain, and this usually means days without heavy clouds, is so great in every month that surface moisture is quickly lost and the terrain has a generally arid and desertlike aspect.

The investigations in Colombia were conducted by means of three expeditions in 1949 and 1950, each trip involving parts of two months. These were spaced approximately equally through the calendar year in February—March, June—July, and October—November. In addition some data were available for January of 1945, and weather records in March, April, and May were kept by a cooperating party of paleontologists. In each of the three periods the same selected 10 species of birds were investigated. A sample of 10 specimens was sought and the gonads of each were preserved in Bouin's fluid for later histologic examination. Most specimens were also preserved as skins so that check could be made subsequently on molt, plumage wear, and age. The skull condition of passerines was recorded with respect to age, and also such field observation were made as were pertinent on nesting, dependent young, and song.

The species concerned were: *Colinus cristatus* (Phasianidae); *Columbigallina passerina* (Columbidae); *Forpus conspicillatus* (Psittacidae); *Crotophaga ani* (Cuculidae); *Synallaxis albescens* (Furnariidae); *Tyrannus melancholicus* (Tyrannidae); *Stelgidopteryx ruficollis* (Hirundinidae); *Hylophilus flavipes* (Vireonidae); *Sporophila minuta* (Fringillidae); *Coryphospingus pileatus* (Fringillidae).

In brief, our findings based on all lines of evidence were that 8 of the 10 species bred or were in physiologic readiness for breeding at all times of the year; this was the col-

lective situation in these species and does not imply continuous breeding state in any one individual. However, two of the forms (*Coryphospingus* and *Stelgidopteryx*) showed well ordered annual cycles. The fact that *most* species were acyclic as species is in strong contrast to the general situation in other truly equatorial stations and doubtless is related to the weakly developed environmental cycles of this semiarid area.

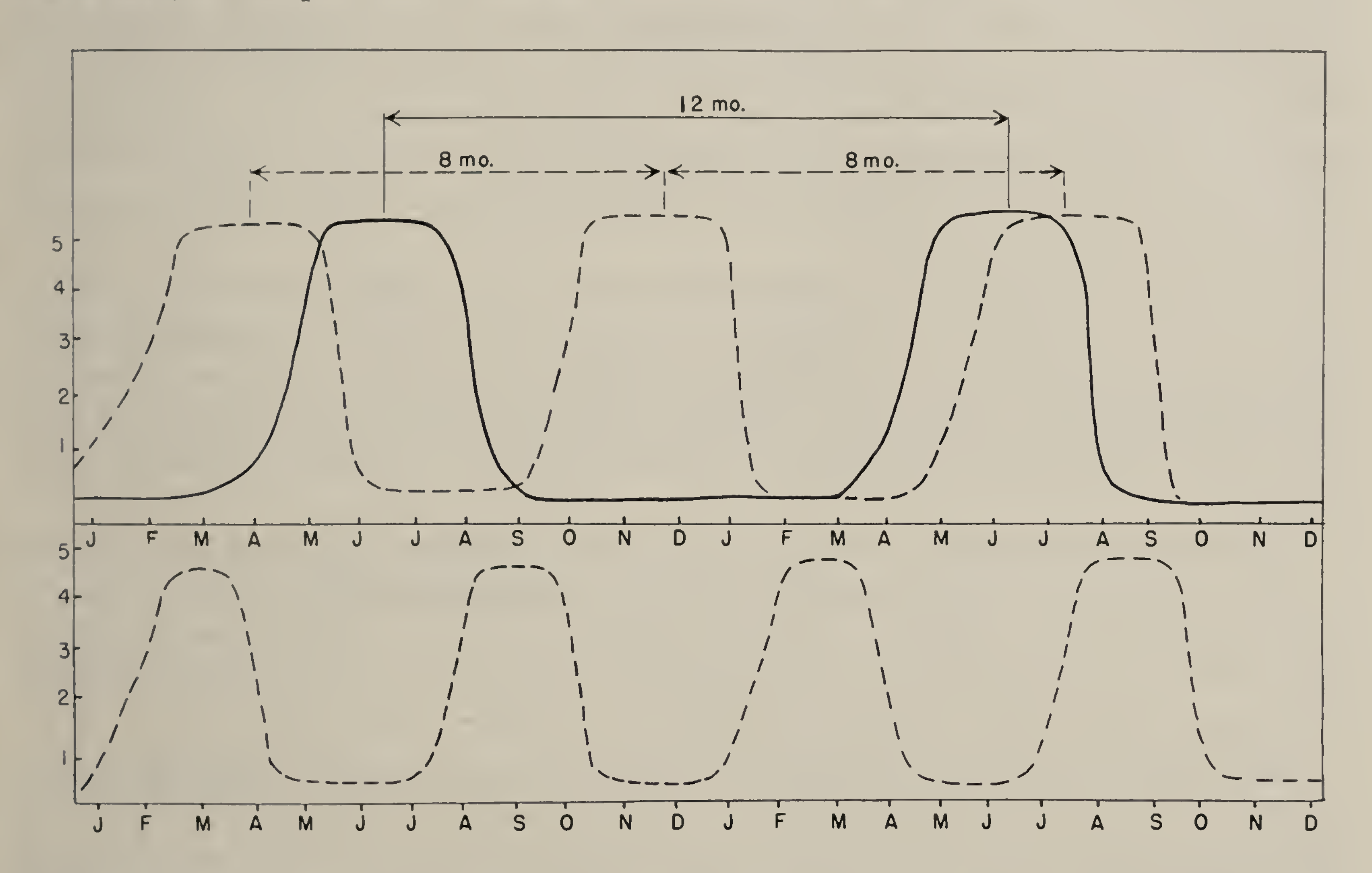


Figure 1. – Cycles of testis development in *Zonotrichia* at about 50° N latitude through a 2-year period. Solid line, actual cycle; broken lines, potential 8- and (below) 6-month cycles. Numbers at left represent cube root of testis volume.

As background for the interpretation of these equatorial situations, we may examine some of our findings on north-temperate species, especially the sparrows of the genera *Zonotrichia* (Miller, 1954) and *Junco* (Wolfson, 1952). A plotting of the testis cycle (figure 1) based on volume of the left or largest testis shows the normal 12-month cycle. Characteristic of such a passerine cycle are the plateaus of full reproductive capacity that last about 2 1/2 months at latitude 50° N and the quiescent periods that are of 6 months' duration. Manipulation of the cycle in these sparrows by stimulating early recrudescence through light treatment can shorten the rest period to about 2 months and thus shorten the complete cycle to a potential 8 months' dimension. Depriving the birds of adequate light during the active plateau will shorten the plateau, as will the giving of excess light then, and the birds thus can be manipulated to undergo a cycle in 6 months – a potentiality for two breeding seasons in one year.

The innate capacities or rhythmic tendencies of the pituitary-gonad mechanism then have considerable flexibility in expression. What indeed are the elements of innate rhythm? They would seem to consist of two aspects in adult birds: (1) The tendency and

time required for progressive multiplication and activation of the gonadotropin producing units of the pituitary; this is of course seen or reflected chiefly through the induced increase in Leydig cells, testis size, and the succession of stages of spermatogenesis. It may be thought of broadly as a normal regulative mechanism, a chain of reactions which when once started tends to move toward completion of differentiation and attainment of a particular functional state. (2) The necessary collapse of the system followed by quiescence and rest during which there may be reconstruction of the basic cellular material and enzyme balances; we may suppose that certain cells, of the pituitary probably, require replacement or that counter actions of hormones or enzymes has set in requiring return to an undifferentiated or inactive substrate from which the sequence of phase 1 may again proceed.

In immature birds attaining reproductive state a progressive activation similar to phase 1 of the adult may be envisioned. However some different elements of tissue maturation may enter in as the mechanism is not arising from a collapsed state but is differentiating from an embryonic condition. At least the early periods of this activation may involve regulating processes of a kind not necessary to repeat in the adult recrudescence.

These statements represent mostly surmise, but I think they are consonant with what is known generally of developmental and regulative processes. The point to stress is that there are at least regulative and degenerative processes which require alternation. They cannot be thought of as requiring precise intervals of time for their completion in the sense that a wheel in a time clock turns at a perfectly fixed rate.

The interplay of required processes of progression and regression result in a certain potential for total cycle length which is to varying degrees shorter than one year and which is coerced by light stimulation or retardation to fit the 12-month astronomical pattern. The potential cycle in the Sooty Tern is exposed, so to speak, and proves to be 9 months. The experimental manipulation of small passerines reveals a potential of 6 to 8 months. If these potential cycles were not shorter than one year, they would be maladapted and the species could not adjust to small yearly fluctuations of temperature and other factors that beneficially retard or advance breeding. Nor would the species be in a position to adjust in an evolutionary sense or to disperse readily in geologic time to new areas of different latitude and climate.

What now is the evidence we have concerning the mechanism of the cycle in equatorial species? First, we know that in a uniform light environment, with a 12-hour day, individual adult passerines go into a state of rest, that is, they become refractory. This is true in the species that, as species, show year-round breeding activity. The same occurrence of rest of course holds in the cyclic species, and this has been reported by Moreau, Wilk, and Rowan (1947).

The more precise nature of this collapse and quiescence is, however, of some interest. For example, in *Tyrannus melancholicus*, a year-round breeder, two adult males were examined that were at or near minimum. These were certainly adults with a history of former breeding, for they were molting the adult incised primaries of the species and were attaining new similarly shaped feathers. The testes were in stages 1 and 2 of Blan-

CHARD (1941). Histologically they evidently had regressed quite as much as do adult northern passerines.

In *Stelgidopteryx ruficollis*, also, minimum histologic stages in adults were observed. Two adults in annual molt, with mature skulls, taken on July 17 and July 22, were both in stage 1 of BLANCHARD; there were no discernible Leydig cells and none that even suggested a progressive stage of their differentiation.

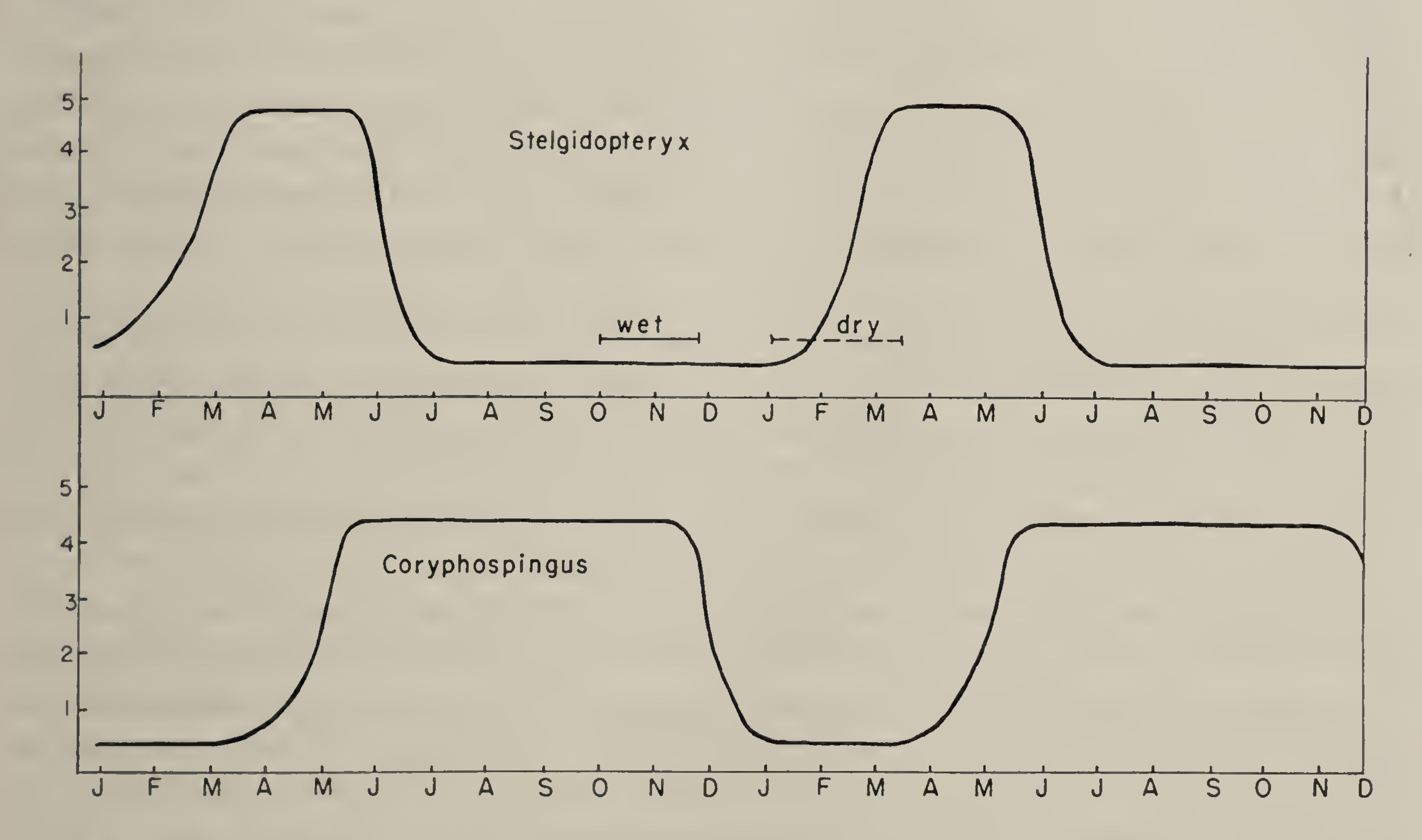


Figure 2. – Testis cycles of two passerine types at 3° N latitude in Colombia. See legend for figure 1. The somewhat wetter period and subsequent dry period in one year are shown.

Concerning the duration of the resting state in species that display no restricted breeding season, we can bring no good evidence to bear. An investigation of this would require following the history of marked individuals, wild or captive, and probably necessitate laparotomy. Probably the necessary histologic reorganization and early reactivation to stage 3 could not be accomplished in less than a month and probably it entails 2 to 3 months in line with evidence in experimental birds of temperate zone species, inasmuch as the histologic stages passed through are identical.

The duration of the quiescent period (stages 1 and 2) in the cyclic species in the Magdalena valley may be gauged more accurately (figure 2). In *Coryphospingus*, it must occupy at least 2 months and possibly it extends 3 months. In *Stelgidopteryx* the samples indicate prevalence of stages 1 and 2 from July 1 to the end of January – a seven-month period.

Concerning the role of light in the cyclic phenomena at the equator it is self evident that it is adequate for the operation of the mechanism. The 12 to 13 hours of stimulating day light are obviously above the threshold amount in quantity and type. WOLFSON (1952) has postulated a summation effect of light increments which might account for adequate stimulation at the equator over a period of months, leading to ultimate recru-

descence. This interpretation is useful in accounting for the return in spring of northern migrants that reach or cross the equator. Moreover the 12-hour day is sufficient to permit experimental juncos to recrudesce even though at a rate less than natural. Therefore a 12-hour dosage above threshold gradually exerts its effect and is in a sense summated. But again, what about the equatorial resident species? They are never released from this summation, from this continual over-threshold, but low-level stimulation. We must repeat the truism, then, that the light itself is adequate at the equator but also that it is not too great so as to produce prolonged or indefinite refractoriness. The cycles that do exist must be innate and/or influenced critically by other environmental stimuli. The light stimulus of this continual kind, in line with experimental evidence, might lead in the equatorial species to a slower pace of recrudescence and to a lesser light fatigue and hence a longer plateau of breeding state before collapse. Some evidence of this latter condition tends to support this hypothesis.

The progressive reactivation potential, as known in north temperate birds, must certainly exist in equatorial birds. It is in effect a necessity since there is a collapse stage from which the bird must ultimately recover. Under the adequate light available it would always progress toward completion. There is remaining only the question of how this innate element of rhythm will be retarded or advanced by other environmental factors.

And finally, we note in equatorial birds some innate tendencies in the young concerning their attainment of reproductive state. In general in the passerine species this maturation interval is short, that is, it is considerably less than one year. The evidence for this is as follows: In *Coryphospingus* young birds estimated to be 3 months' old on the basis of degree of skull closure were at testis size of stages 3 and young 7 months' old were at testis size of stage 7. In *Sporophila* one with a skull indicating a maximum age of 7 months was in histologic stage 7 with mature sperm. In *Hylophilus* two birds with skulls indicating 3 months' age had attained histologic stage 3 and 4. In *Stelgidopteryx* a bird with a skull indicating no more, and perhaps less, than 7 months of age was in testis stage 6. In *Synallaxis* young still in juvenal plumage and with very immature skulls, and almost certainly no more than 3 or 4 months of age, had progressed in one instance to stage 3 and in one instance to stage 7 with free sperm; another judged from the skull to be no more than 9 months of age (skull doubling progresses very slowly in this species) was injury feigning while attending a short-tailed juvenile and its testes were in stage 7 with mature sperm free in the lumina.

We may conclude, therefore, that resident species of passerines in the equatorial region have most if not all the same elements of the inherent mechanism basic to cyclic performance that are present in north temperate species – the basic need for rest, quiescence or reconstruction after breeding activity, the basic progressive reactivation potential, and the progressive maturation potential of immature birds leading to attainment of breeding state part way through the first year of life. At least we have no evidence at present which would give us the right to suppose that the mechanism in equatorial species is different, although possibly small quantitative differences exist.

Species in possession of these basic elements of mechanism would be expected to display breeding activity in all parts of a calendar year. Young would breed at 4 to 6 months of age and later as adults would have innate tendencies to repeat breeding at

6- to 8-month intervals; young of double-brooded species might in any one adult active period be hatched at intervals of 2 or 3 months. These several factors would soon lead to a population complex in which breeding is wholly uncoordinated. This is then what we find in the uniform environment of the Magdalena Basin in 8 out of 10 of the species intensively studied.

What yields the coordinated cycles within the other two forms, *Stelgidopteryx* and *Coryphospingus*? What is the environmental coercion? The cycles as recorded and extrapolated are shown in figure 2. The short high plateau of breeding potential in the swallow, *Stelgidopteryx*, probably allows only one completed brood; swallows are generally one-brooded in the north and perhaps become refractory innately fairly quickly following actual nesting. We have no evidence in any event of persistence of a breeding state in the species as a whole for more than about 3 or 4 months, and the persistence in any one individual may be even less. What then, prolongs the inactive period from July through January–a seven-month interval? Possibly the rest requirement in this species is greater than in fringillids on which much of the experimentation has been done. But it is not likely to be of 7 months' span. Even if it were, some individuals would soon accelerate a little or lag and begin to breed in this 7-month period. Also young hatched early, in April, would be able to breed in November at latest. We may suppose that required rest in adults would prevail until October and November as an after effect of the known nesting we saw starting in March. However, in November there were not only no birds, adult or immature, with gonads substantially started on recrudescence but none was seen showing interest in nest sites. This was the period of somewhat augmented rainfall.

From an adaptive viewpoint, this species that excavates nest burrows in streamside banks would probably be at a disadvantage in nesting during periods of heavy erosion of earthen banks. The slightly wetter period in the Magdalena Basin then would be unfavorable. But what is the proximate factor leading to this presumed cyclic adaptation and the delay of nesting to the somewhat drier period of February–April? The factor could be a negative one–a depressant or retarding effect of the rains; but how this would actually operate is not clear. Psychic response could be involved. There is not enough rain and overcast, nor is it continous enough, seriously to depress daily activity and foraging in such a species and thus exert a purely physiologic or nutritional affect. On the other hand, the species may lag so in its innate tendency to recrudesce under equatorial lighting that it needs a positive stimulus. This might be an especially rich insect supply that becomes available after the end of the better rains in December and January. Then again it might be the drying out of earth banks in the relatively long periods of dry days in January and February. Whether the latter, psychic stimulus could act quickly enough to lead to full testis response by mid-February is not certain, although it appears possible. But one or another of these stimuli, or a combination of them, seems to exert enough effect to keep the population in coordinated rhythm. The innate rhythmic tendencies could not accomplish this, nor could social responses as was true in Chapin's terns, for the pairs are often well spaced, nesting singly and out of contact with other pairs.

In the sparrow *Coryphospingus*, the cycle is different in several aspects from that in *Stelgidopteryx*. The breeding plateau for the species as a whole is longer, lasting 7 months.

The rest period is 2 to 3 months which is close to that to be expected as an innate need after a long breeding period. How can such a species maintain a long breeding plateau? Possibly the lack of especially long days does not so quickly overstimulate the mechanism as in temperate areas. It is to be recalled that *Zonotrichia* and *Junco* at latitude 38° N may be at full reproductive potential from late March to early August–a six-month period. Young *Coryphospingus* apparently can attain breeding state in 6 or 7 months. This situation coupled with the extended breeding season means that although the innate tendencies of collapse and recovery could lead to an individual 12-month cycle under equatorial light, the individuals by reason of variations in the dates of hatching would come to breed at all periods of the year. Yet they do not do so. What controlling proximate factor is likely? Most probable is the change from a wet to a drier period in December and January. Disappearance in December and January of abundant new green plant growth might bring diet changes that would instigate regression in those individuals not quite ready automatically to regress. Thus individuals could be brought into phase.

Can we now detect slight differences in the amount of breeding in the essentially acyclic species that are similarly related to the environment? In the four acyclic passerines, although breeding males are taken commonly at all periods, the occasional regressed adults have been taken in *Tyrannus*, *Hylophilus*, and *Synallaxis* only in February–March and June–July. In *Sporophila* they have been taken only in February–March. This is negative evidence, yet it suggests that all four are more uniformly in breeding condition in October–November in the slightly augmented rainy period. Thus these species seem to be influenced weakly somewhat as in *Coryphospingus* but not as in *Stelgidopteryx*.

The occurrence of a general annual-type of molt in the cyclic passerines is, as expected, confined to the postbreeding period. In *Stelgidopteryx* it occurs in July and in *Coryphospingus* in January and February; the state of plumage wear of birds in other periods of the year reflects and substantiates this further. In two of the non-cyclic breeders, *Hylophilus* and *Sporophila*, there is evidence of a molt cycle. Annual molt involving the primaries occurs chiefly in February and March in the first, and, judging from state of wear alone, in December and January in *Sporophila*. Thus in these two, it occurs in the post-rainy period and following the time when the most prevalent breeding condition in the population occurs. However, in *Hylophilus* at least, males in full breeding condition in February may be in the middle of a complete molt. In *Tyrannus* and *Synallaxis* molt may be expected at any time of the year and as in *Hylophilus* birds in full breeding condition may be molting. This is not rare in tropical birds as I have noted repeatedly in other species and as MOREAU, WILK and ROWAN (1947) have reported.

SUMMARY

The environment in the upper Magdalena Basin of equatorial Colombia is semiarid, with erratic rainfall which shows only slight monthly variability, ranging from monthly averages of 2 inches to 6 inches. The somewhat wetter period occurs in October and November. No significant temperature or light cycles occur.

Ten species of birds collected and observed at three equally spaced intervals around the calendar year show that 8 are essentially non-cyclic in breeding whereas 2 are cyclic. The preponderance of non-cyclic

species is at variance with the conditions reported in most other equatorial areas and may be attributed to the nearly constant semiarid environment.

Cyclic and non-cyclic passerines show regression stages of the testis as complete in gross aspect and in histologic detail as in north temperate passerines.

Equatorial species show evidence of possessing the same innate mechanism basic to cyclic breeding as north temperate species. This consists of need for rest, or assumption of a refractory state, and a basic tendency to progressive recrudescence. Young passerine birds are able to breed at ages of 4 to 9 months. These inherent physiologic attributes, which constitute the only known elements to be thought of as inherent rhythm, would lead to a shorter cycle than 12 months. Moreover this cycle would be uncoordinated within the population, leading to the occurrence of some breeding individuals at all periods of the year. Such is apparently the state of affairs in the 8 non-cyclic species.

Light stimuli obviously are sufficient on the equator to surpass any threshold needs in the innate physiologic mechanism and likewise they are not so great as to prolong refractoriness. Relatively low amounts of daily light stimulation may tend to promote slower recrudescence than in temperate areas and to permit a longer sustained breeding plateau.

The two cyclic species breed at different times in respect to the period of augmented rain. One breeds before and during it, the other after it. Proximate factors related to the rainy and drier periods probably are important either in retarding or advancing some one phase of the innate rhythmic tendency. No sure evidence of the nature of the proximate stimuli is at hand. Probably psychic and diet factors are involved.

In the four non-cyclic passerines, regressed gonads of adults have not been found in the October–November sampling period. Probably in these species there is at that time more uniformity of breeding state coincident with the better rains than in other months.

Molt in many tropical species may take place when birds are in full breeding condition. However, passerines that are non-cyclic in breeding may show cyclic molt that occurs in the period following maximum rain.

REFERENCES

Baker, J. R., and Harrison, T. H. (1936): *The Seasons in a Tropical Rain-forest (New Hebrides).* Part 1. *Meteorology.* J. Linn. Soc. Lond., Zool. *39:* 443–462.

Baker, J. R., Marshall, A. J., and Harrison, T. H. (1940): *The Seasons in a Tropical Rain-forest (New Hebrides).* Part 5. *Birds (Pachycephala).* J. Linn. Soc. Lond., Zool. *41:* 50–70.

Blanchard, B. D. (1941): *The White-crowned Sparrows (Zonotrichia leucophrys) of the Pacific Seaboard: Environment and Annual Cycle.* Univ. Calif. Publ. Zool. *46:* 1–178.

Chapin, J. P. (1954): *The Calendar of Wideawake Fair.* Auk *71:* 1–15.

Lack, D. (1950): *Breeding Seasons in the Galapagos.* Ibis *92:* 268–278.

Miller, A. H. (1954): *Occurrence and Maintenance of the Refractory Period in Crowned Sparrows.* Condor *56:* 13–20.

Moreau, R. E. (1950): *The Breeding Seasons of African Birds.* 1. *Land Birds.* 2. *Sea Birds.* Ibis *92:* 223–267; 419–433.

Moreau, R. E., Wilk, A. L., and Rowan, W. (1947): *The Moult and Gonad Cycles of Three Species of Birds at Five Degrees South of the Equator.* Proc. Zool. Soc. London *117:* 345–364.

Thompson, A. L. (1950): *Factors Determining the Breeding Seasons of Birds: an Introductory Review.* Ibis *92:* 173–184.

Voous, K. H. (1950): *The Breeding Seasons of Birds in Indonesia.* Ibis *92:* 279–287.

Wolfson, A. (1952): *Day Length, Migration, and Breeding Cycles in Birds.* Sci. Monthly *74:* 191–200.

La Tortora dal collare orientale (*Streptopelia decaocto*) in Italia

Edgardo Moltoni

Museo Civico di Storia Naturale, Milano

Nell'attuale fase di espansione verso l'Europa occidentale la Tortora dal collare orientale, *Streptopelia decaocto decaocto* (Friv.), ha raggiunto anche l'Italia settentrionale e la parte settentrionale orientale della centrale (Marche).

Il primo individuo di questa specie, notificato in Italia, fu quello preso nella Venezia Euganea nell'aia del Palazzo patronale della tenuta Brussa di Caorle la mattina dell'8 novembre 1944 e da me determinato e notificato in Rivista italiana di Ornitologia del 1947, pp. 64-67 (conservato nella Coll. di L. Favero a Portogruaro).

In seguito a questo mio scritto e ad altri successivi nei quali attiravo l'attenzione degli ornitologi e degli ornitofili italiani su probabili ulteriori apparizioni di questa specie nella nostra penisola, seguiti da quelli di altri autori, potei avere parecchie notizie che raduno in questa nota.

È da tenersi presente che l'avvistamento di individui di Tortora dal collare orientale in una data località, non indica che la specie sia giunta sul luogo in quel dato giorno in cui fu vista, poichè con ogni certezza, i primi giunti non sono stati notati, ovvero sono stati confusi con tortore dal collare domestiche fuggite da schiavitù, e quindi non notificati. Perciò le date di avvistamento che seguiranno non corrispondono sempre a quelle di arrivo.

In Italia, riassumendo tutte le notizie a me note, la Tortora dal collare orientale fu avvistata nelle seguenti regioni, per le quali segno i paesi o le città ove venne segnalata con a fianco l'anno del primo avvistamento e l'eventuale nidificazione:

Venezia Giulia e Dalmazia. – Trieste (1947) ove nidifica ed esiste tuttora, Monfalcone (1952). So che comparve a Veglia (1949), a Fiume ed a Spalato nel 1950 (British Birds *1953*, p. 171); a Sebenico nel 1941 era già abbastanza comune e nidificante (A. Ascari, Riv. ital. Orn. *1951*, p. 40).

Venezia Euganea. – Caorle (1944), Latisana (1946) ove nidifica ed esiste ancora oggi, Codroipo (1949) ove nidificò, S. Vito al Tagliamento (1949) ove nidificò e nel 1951 vi era ancora, Cividale del Friuli (1946) ove nidifica ed esiste ancora oggi, Fagagna (1950), Portogruaro (1950) ove nidificò, Thiene (1950-1951) ove nidificò, Rovigo (1951) ove nidificò.

Emilia. – Carpi (1950), ove nidificò, nel Modenese (1950), Modena (1951) ove nidificò e con tutta probabilità vi è ancora, Correggio e dintorni (1950) ove nidificò e probabilmente vi è ancora, nel Bolognese (1949) ove nidificò, Bologna città (1951), tra Granarolo e Budrio (1950), Reggio Emilia (1954) ove nidifica.

Marche. – Carpegna, in provincia di Pesaro (1950), dintorni di Fano (1952).

Lombardia. – Civeso presso Chiaravalle, Milano (1947), Saronno (1949) ove nidifica ed esiste ancora oggi, Milano (1949?) ove nidifica e vi è tuttora, Cusago (1954), Tradate e dintorni di Varese (1950) ove nidificò, Gavirate (1952), Caronno Pertusella (1951) ove forse nidificò, Varedo e Cástano Primo (1951), Legnano (1950) ove nidifica ed esiste ancora oggi, Gallarate (1950), Busto Arsizio (1951) ove

nidificò, Mozzate (1952), Appiano Gentile in provincia di Como (1950) ove nidificò, dintorni di Sesto Calende (1950), Lodi (1950) ove nidificò.

Piemonte. – Torino (1949) ove nidifica ed esiste tuttora, Prasco-Cremolino sulla linea ferroviaria Acqui Ovada in Provincia di Alessandria (1951).

Liguria. – Bordighera, in Provincia di Imperia (1951).

In conclusione la Tortora dal collare orientale fu avvistata per la prima volta in Italia nel Veneto, a Caorle, nel 1944, e certamente era l'inizio, o quasi, dell'invasione riscontrata negli anni successivi, proveniente con tutta probabilità dalle regioni orientali.

Nel 1949 era già numerosa oltre che nel Veneto, nell'Emilia, Lombardia e Piemonte. Nel 1950 alcuni individui avevano invaso le Marche (Prov. di Pesaro) e l'anno successivo la Liguria (Prov. di Imperia), in queste due ultime regioni, molto probabilmente, non si è potuta fermare per l'uccisione dei primi sopraggiunti a causa della sfrenata caccia, o per altre ragioni che per ora ci sfuggono.

Nel Veneto, nell'Emilia, in Lombardia ed in Piemonte esistono città con ville a parco e giardini nelle quali la Tortora dal collare orientale si è resa stanziale dal 1946-1950 e vi è la probabilità che possa fermarsi ancora per parecchi anni, mentre per le altre zone ciò è assai improbabile nonostante il divieto di caccia in tutta Italia a questa tortora, emanato nella «Gazzetta Ufficiale della Repubblica Italiana», no. 105 dell'8 maggio 1953. Le sue abitudini che la inducono a preferire la vicinanza dell'uomo, per ricerca di cibo ed alberi su cui nidificare, e la sua mansuetudine, la mette in condizione di essere scorta con grande facilità e quindi uccisa, o per lo meno defraudata della prole. Questo avviene, purtroppo, in tutte le zone ove attualmente nidifica.

Ci auguriamo vivamente che il sopracitato decreto di divieto di caccia, emanato l'8 maggio 1953, venga fatto rispettare in modo che questo mansueto columbide possa pacificamente prolificare ed estendere la sua attuale area di distribuzione nella nostra penisola.

In Italia nelle zone dove nidifica, sembra fermarsi tutto l'anno, quantunque, durante l'inverno possa diventare erratico per la ricerca del cibo. Si riunisce anche in grossi gruppi, formati di individui di provenienza varia, i cui superstiti, in primavera, si suddividono di nuovo in coppie, od in gruppi di coppie, che raggiungono le località di nidificazione, eventualmente abbandonate durante l'inverno. Nelle zone di nidificazione nelle quali trovino di che sfamarsi, le Tortore dal collare orientale si rinvengono in qualsiasi stagione, e le coppie dei nuovi nati si espandono in zone limitrofe a fondare nuove colonie. È questa la ragione per cui si formano qua o colà nuovi centri di nidificazione. Le coppie in una data città, qualche volta, abbandonano i giardini od i parchi, in cui avevano nidificato gli anni precedenti, per costruire il nido in giardini o parchi, più o meno vicini, nei quali non si erano notate prima.

In base all'individuo inanellato in Germania il 20 gennaio 1951 e ripreso nell'ottobre dello stesso anno a Latisana, si è indotti a pensare che alcuni individui di questa specie siano giunti in Italia dal settentrione e non da oriente.

Contribution à l'étude du comportement du Corbeau-Freux *(Corvus frugilegus)* en France

Robert Régnier

Institut National de la Recherche agronomique, Rouen

La question des corbeaux n'a cessé de nous préoccuper depuis que nous avons été appelé, en 1919, à diriger la Station de Zoologie agricole de Rouen, dépendant du Ministère de l'Agriculture. De toutes les régions françaises, la Normandie est en effet celle où le nombre de nids de Freux est le plus élevé. Lors de l'enquête effectuée en 1923-1925 par notre regretté collègue A. Chappellier, et à laquelle nous avons pris une part active, il a été constaté que sur 846 corbeautières déclarées, 674 se trouvaient dans 3 départements normands: la Seine-Inférieure (564), l'Eure (78) et l'Orne (32). Dans les grandes corbeautières il n'est pas rare de compter 8 à 10 nids par arbre. Certaines d'entre-elles, notamment dans l'arrondissement de Dieppe, donnent naissance chaque année à des milliers de jeunes dont beaucoup d'ailleurs sont tués au fusil ou dénichés, et étaient vendus avant la guerre sur les marchés sous le nom de «pigeons noirs». Cette destruction en avril et mai est généralement autorisée par des arrêtés préfectoraux, pris en raison de l'importance des dégâts commis par les Freux dans les semailles.

Il ne semble pas que depuis 25 ans le nombre des corbeautières ait sensiblement varié, mais par suite de l'exploitation des arbres dans certains parcs, on a constaté ici ou là des modifications des points de nidification et assisté à un éclatement de quelques grandes corbeautières qui a déterminé la dispersion des nids sur des arbres d'alignement, comme les grands hêtres qui entourent les fermes normandes, ou l'installation dans le voisinage sur d'autres essences comme les peupliers, souvent plantés en massifs. Quant au nombre des nids, il ne paraît pas en augmentation sensible depuis 1939, malgré l'interdiction du tir dans les corbeautières pendant la guerre, et la diminution des chasseurs de corbeaux du fait du prix élevé des munitions et aussi de la désaffection des consommateurs pour ce genre de gibier. Il est vrai que par contre les campagnes d'empoisonnement au maïs strychniné engagées par les cultivateurs pendant les périodes d'hiver ont permis de réduire d'une manière appréciable les populations et atteint beaucoup de Freux sédentaires.

Les baguages de jeunes Freux

L'abondance des corbeautières en Seine-Inférieure nous désignait tout naturellement pour collaborer aux opérations de baguages de poussins, décidées par la Station centrale des Vertébrés à Versailles, dirigée par notre ami Chappellier. Dans diverses études celui-ci a rendu compte des travaux accomplis et signalé les reprises de poussins bagués, ainsi que des Freux migrateurs, qu'il avait fait baguer à la passe de Rang (Doubs). Nous rappellerons que les bagues en aluminium portent la mention IRA Versailles (France).

De 1924 à 1936 le nombre total des poussins bagués a été exactement de 5564. Notre apport a été d'environ un millier, soit près d'un cinquième de l'effectif. Nos baguages ont été effectués dans treize corbeautières de Seine-Inférieure et en majeure partie de 1930 à 1935, au château de Grosfy à Hugleville-en-Caux, dans une hêtraie appartenant à M. de Ponthaud, et que nous avions réussi à protéger. A la suite de réclamations d'agriculteurs voisins qui se plaignaient – à tort ou à raison – des dégâts des parents dans leurs champs, nous dûmes suspendre les opérations en 1936; elles sont interrompues depuis cette date. Nos baguages ont toujours été effectués entre le 25 avril et le 5 mai.

Sur les 129 reprises signalées en 1936 par Chappellier, 16 intéressent nos poussins; nous laissons de côté les bagues trouvées sur des jeunes tués au voisinage même de la corbeautière dans les 15 jours suivants.

Pour 3 Freux, les distances ont été les suivantes:

Bague 3991 – 145 km, direction S.O., port 175 jours[1]
Bague 3787 – 232 km, direction S.O., port 171 jours
Bague 3997 – 300 km, direction S.O., port 1012 jours

Pour tous les autres, quelle que soit la durée du port de la bague, la distance n'a pas dépassé 30 km.

Bague 5069 – 6 km, port 214 jours (mort empoisonné)
Bague 6126 – 6 km, port 214 jours (mort empoisonné)
Bague 6155 – 0 km, port 244 jours (pris au piège dans le parc d'origine)
Bague 5033 – 15 km, port 376 jours
Bague 3998 – 0 km, port 504 jours (tué dans le parc d'origine)
Bague 3953 – 30 km, port 798 jours (mort empoisonné en juillet)
Bague 5705 – 9 km, port 1324 jours (tué en décembre)
Bague 3951 – 10 km, port 2221 jours (tué en mai)

Ces deux dernières reprises sont particulièrement intéressantes puisqu'elles prouvent la fidélité au moins de certains Freux à la région qui les a vus naître, au bout de 3 ans, 7 mois et 2 semaines pour le n° 5705, et de 6 ans et 3 semaines pour le n° 3951.

L'alimentation des Freux

Nous avons eu l'occasion au cours de notre carrière de faire de nombreuses analyses d'estomacs de Freux, de jeunes comme d'adultes. Nous ne reviendrons pas sur la question très controversée de l'utilité ou de la nuisibilité de cet oiseau. C'est à mon avis une question de lieu et de date: le pourcentage de bénéfices ou de déprédations varie d'une année à l'autre et d'un secteur à l'autre suivant la nature et l'état des cultures, c'est pourquoi je m'élève avec force contre les arrêtés préfectoraux, qui autorisent la destruction sur de vastes étendues, alors que l'initiative devrait être laissée aux Maires des communes après consultation des services compétents.

Il est incontestable que dans certaines circonstances les Freux rendent les plus grands services, notamment pour la destruction des Hannetons (*Melolontha*) et des larves souterraines, comme les Taupins (*Agriotes*), les Vers blancs (Mélolonthines), les Tipules et les

[1] Capturé dans le Calvados à Vassy, ce Freux a été relâché avec une nouvelle bague n° 3732.

Vers gris (chenilles de Noctuidae), mais il est non moins avéré qu'ils mangent beaucoup d'insectes utiles, comme les Scarabéides ordureux, les Carabiques et les Staphylinides, et qu'ils s'attaquent aux grains (avoine, blé, orge, seigle, et surtout maïs et pois) et même aux pommes de terre. Quant aux dégâts qu'on leur impute sur les jeunes betteraves, ils sont dûs principalement à l'habitude qu'ils ont de les déterrer pour capturer les larves et Vers blancs qui sont au pied.

Etant spécialiste d'Entomologie agricole et chargé de suivre les grandes opérations de lutte chimique contre les Hannetons, nous avons pu apprécier l'importance de leur rôle. Ils détruisent des quantités énormes de Hannetons[1] et constituent de ce fait un élément appréciable de l'équilibre biologique: c'est pourquoi on commet une erreur funeste en détruisant les années de vol les poussins dans les corbeautières des régions sujettes aux dégâts de l'insecte. En effet, si je suis réservé en ce qui concerne l'importance de l'alimentation des jeunes avec des Vers blancs, je suis très affirmatif pour les Hannetons adultes, dont les parents détachent d'un coup de bec l'abdomen, l'avalent et viennent le dégurgiter sous forme de bouillie dans le bec de leurs petits.

Pendant l'été les Freux s'abattent en bandes compactes sur les terres et surtout dans les prairies attaquées, qu'ils retournent et arrivent ainsi à débarrasser de vastes territoires des Vers blancs. Mais outre les limites de leur appétit, quand arrive la mauvaise saison et quand les larves sont descendues en profondeur, les Freux vont chercher leur nourriture ailleurs; c'est alors qu'ils se montrent nuisibles et qu'il faut intervenir pour limiter leurs dégâts.

Le succès de l'opération-Hanneton dans le Vexin en 1949 a réduit considérablement l'importance du vol de Hannetons au printemps 1952, aussi les Freux abondants dans cette région et qui, quoiqu'on en ait dit, n'ont aucunement souffert des poudrages effectués par les avions et l'hélicoptère, ont suffi pour détruire les Hannetons sortis. Nous avons bon espoir qu'il feront de même en 1955.

Cette précision était nécessaire pour montrer qu'il n'y a aucune incompatibilité entre la lutte chimique engagée contre certains grands ravageurs, et la protection des Oiseaux, quand les opérations sont conduites avec l'objectivité et les garanties essentielles. Je dirai plus, les deux mesures se complètent, la limitation du nombre des insectes nuisibles permettant aux Oiseaux de remplir plus efficacement leur rôle de prédateurs et de maintenir l'équilibre biologique désiré.

La répartition des Freux en France

Dans une étude récente, M. DERAMOND a montré que depuis une dizaine d'années les corbeautières avaient tendance à progresser vers l'ouest et vers le sud, et signale que l'aire de reproduction du Freux descend au-dessous de la Loire, en Vendée, dans les Deux-Sèvres, la Vienne, le Loir-et-Cher, l'Indre et le Cher. J'ai constaté, pour ma part, sa fixation dans les peupleraies au-dessous de Moulins (Allier) et je viens d'observer d'importantes colonies à la limite de la Saône-et-Loire, en allant de Macon à Dijon.

---

[1] D'après les comptages effectués, J. GIBAN évalue à plus de 50000 le nombre des Hannetons mangés sur une bande de terrain de 200 mètres de long sur 20 de large, située à proximité de deux grandes corbeautières.

Cette extension est-elle due au développement actuel des peupleraies? Nous ne saurions le dire, mais nous constatons le fait qu'en maints endroits le Freux choisit cette essence de préférence à d'autres, quand il n'a pas à sa disposition de grands hêtres[1] qui demeurent ses arbres de prédilection. Le fait me paraît patent dans l'Eure, l'Oise, la Côte d'Or et l'Allier. Il serait intéressant de la contrôler ailleurs; en Seine-Inférieure les hêtraies sont si nombreuses qu'il n'a que l'embarras du choix. Il est possible que l'adaptation fréquente au peuplier soit déterminée tout simplement par l'élévation des arbres et à sa culture en massifs isolés à proximité de régions agricoles.

Conclusion

Si la question du comportement du Freux a retenu l'attention de beaucoup d'ornithologistes il reste encore, à mon avis, beaucoup de points à éclaircir dans sa biologie, notamment pour expliquer la concentration exceptionnelle des corbeautières en Haute-Normandie; en raison de son importance pour l'agriculture, il est souhaitable que son étude soit activement poursuivie.

BIBLIOGRAPHIE

CHAPPELLIER, A. (1927): *Contribution à l'étude des Corbeaux en France.* Ann. Epiphyties *13:* 283–380.
– (1938): *Station ornithologique de Versailles.* Bull. Stat. franç. baguage, N° *1,* 1924–1936: 69–112.
DALMON, J. (1932): *Notes sur la biologie du Freux.* Oiseau [N.S.] *2:* 339–372.
DERAMOND, M. (1952): *Sur la répartition actuelle du Freux en France.* Alauda *20:* 243–249.
GIBAN, J. (1947): *Données fournies par le baguage sur la biologie du Freux.* Ann. Epiphyties [N.S.] *13:* 19–41.
MADON, P. (1928): *Les Corvidés d'Europe. Leur régime.* Paris.
RÉGNIER, R. (1920): *La question des Corbeaux en Normandie.* Ann. Epiphyties *1920.*
– (1924–1926): *Contribution à l'étude des Freux en Normandie.* Bull. Soc. Sci. nat. Rouen *1924, 1925, 1926.*
– (1929–1945): *De l'alimentation des jeunes Freux en Normandie.* Bull. Soc. Sci. nat. Rouen *1929, 1941* et *1944/1945.*
– (1930): *Les baguages de Freux.* Bull. Soc. Sci. nat. Rouen *1930:* 43–47.

[1] E. LEBEURIER qui a étudié la nidification du Freux dans le Finistère, signale que sur 885 nids observés 851 se trouvent sur des hêtres. Oiseau *23,* 171–211 (1953).

La faune avienne des déserts de l'U.R.S.S.

Essai écologique et biogéographique

A. Roustamov

Professeur à l'Université d'Askhabad, U.R.S.S.

La zone des déserts occupe en U.R.S.S. un vaste territoire de 175 millions d'hectares. Il suffit par exemple de rappeler que dans la République de Turkménie 85% du territoire sont les déserts.

Il est d'un intérêt non seulement théorique, mais pratique de connaître à fond la vie des animaux de la zone désertique. D'une part, il importe de connaître la structure et les fonctions des caractères adaptifs de l'organisme, ce qui peut fournir de précieuses données pour la solution de certains problèmes relatifs à l'élevage, la reconstitution de la faune, l'acclimatisation, etc.; d'autre part la faune des déserts, l'avienne y compris, est d'une grande importance pour l'agriculture, la protection de la santé, la chasse et la fixation des terrains sablonneux par la sylviculture.

Dans les régions désertiques et semi-désertiques de l'U.R.S.S., on rencontre environ 300 espèces et sous-espèces d'Oiseaux: sédentaires, nidifiants, migrateurs, hivernants. Comme le désert avec ses conditions rigoureuses est peu propice à la nidification, le nombre des espèces se reproduisant dans cette zone n'est pas considérable. Si on ne tient pas compte des Oiseaux des territoires semi-désertiques et des espèces peuplant les oasis et les vallées des fleuves, on arrive au nombre de 60 ou 62 espèces habitant les régions désertiques exclusivement. Ces rapports sont faciles à constater dans le sud de l'U.R.S.S. D'après nos données, le nombre des espèces rencontrées dans le désert du Kara-Koum serait de 220, parmi lesquelles 60 seulement nidifient, tandis que la faune avienne de toute la Turkménie, dont le Kara-Koum fait partie, s'élève à 367 espèces; 234 de ces espèces sont nicheuses.

Cependant, nous estimons qu'il faut, parmi les espèces nichant dans la zone désertique de l'U.R.S.S., considérer à part le «noyau» que constituent les érémophiles typiques, dont les liaisons biologiques avec le désert sont solides et vraisemblablement fort anciennes. Il en existe un peu plus de 30 espèces, dont 28 dans le plus grand désert sablonneux de l'Union Soviétique, le Kara-Koum: *Pterocles alchata*, *Pterocles orientalis*, *Otis undulata*, *Cursorius cursor*, *Burhinus oedicnemus*, *Charadrius leschenaultii*, *Charadrius asiaticus*, *Aquila chrysaëtos*, *Buteo rufinus*, *Athene noctua*, *Caprimulgus aegyptius*, *Dendrocopos major albipennis*, *Oenanthe deserti*, *Oenanthe isabellina*, *Scotocerca inquieta*, *Sylvia nana*, *Sylvia curruca*, *Hippolais languida*, *Hippolais caligata*, *Lanius excubitor pallidirostris*, *Parus major bokharensis*, *Galerida cristata*, *Calandrella pispoletta*, *Calandrella cinerea*, *Passer simplex zarudnyi*, *Passer ammodendri*, *Podoces panderi*, *Corvus corax ruficollis*.

Examinons maintenant les traits particuliers du cycle de reproduction des oiseaux des

territoires désertiques de l'U. R. S. S. D'une manière générale, la période de reproduction, compte tenu de la spécificité de l'époque de reproduction chez les différents groupes, correspond assez bien à la période écologique optimale pour ces espèces. La spermatogenèse et l'ovogenèse demandent de l'organisme des dépenses énergétiques considérables, ordinairement elles coïncident avec la période mars-avril, c'est-à-dire avec la période de la végétation de la majorité des plantes, l'apparition en masse des Invertébrés (en particulier des Insectes) et avec des conditions relativement favorables au point de vue température et protection. De rigueur, les espèces sédentaires, c'est-à-dire le «noyau» principal des érémophiles, se reproduisent avant les autres. Ces faits ne permettent pas d'invoquer une cause unique en tant que facteur déterminant du développement saisonnier de l'activité génitale. La théorie de la régulation du cycle reproductif des Vertébrés exclusivement par la lumière, théorie qui, ces derniers temps, a connu une grande vogue, n'a pas été confirmée par nos données. Les espèces assez proches du point de vue de la classification, et même les individus de la même sous-espèce vivant dans des conditions analogues du point de vue du régime de lumière, se reproduisent dans nos déserts à des dates différentes. La comparaison des époques de reproduction des espèces très répandues met en relief le fait que certaines parmi elles sont sujettes à des variations en rapport avec la latitude, alors que d'autres ne le sont point. Chez les Oiseaux du désert, les époques de reproduction et de l'activité de leurs gonades sont déterminées par l'ensemble complexe des conditions d'existence: lumière, température, nourriture, etc., et par les caractères spécifiques de leur organisme.

Le cycle génital normal abortif (secondaire) existe chez un petit nombre d'espèces érémophiles et seulement chez les Passeraux. Ces cycles n'existent pas chez les espèces appartenant aux groupes qui dans d'autres conditions (en dehors de la zone de déserts) les possèdent (*Passer domesticus*, *Calandrella cinerea*, *C. pispoletta*, *Oenanthe deserti*). A titre d'exceptions citons *Galerida cristata* qui présente dans les déserts du sud de l'U. R. S. S. deux, même trois cycles de reproduction. Par conséquent, malgré la situation géographique de nos déserts les espèces érémophiles n'y présentent pas de polycyclie. Cette circonstance, ainsi que le nombre d'œufs par ponte témoignent de la faible fécondité dont font preuve les Oiseaux dans le désert et notamment, comme le montrent nos données, dans le Kara-Koum. Ces faits ressortent avec netteté lorsqu'on compare le nombre d'œufs dans une ponte d'une sous-espèce répandue dans les terrains désertiques du sud de l'U. R. S. S. (*Bubo bubo*, *Athene noctua*, *Corvus corax*, *Parus major*) et de celles des zones tempérées. Les exceptions à cette règle sont peu nombreuses (*Galerida cristata*, *Lanius excubitor*).

En ce qui concerne les caractères généraux de la mue dans le désert, il faut noter que l'abrasion du plumage s'opère rapidement et de façon intense. Dans une certaine mesure il renforce le caractère «cryptique» protecteur du plumage des Oiseaux, grâce à quoi ils s'harmonisent mieux avec le milieu ambiant. Par analogie avec la reproduction, le processus de la mue est peu intense. Cela se manifeste dans le fait qu'au printemps la plupart des Oiseaux du désert, du moins la majorité des espèces érémophiles, ne muent pas. Même les Sylviides (*Scotocerca inquieta*, *Sylvia nana*, *Hippolais*) ne muent dans le Kara-Koum qu'une fois par an, vers l'automne, alors que les espèces proches de cette famille, se trouvant dans d'autres conditions, muent, comme on le sait, deux fois par an. Parmi les espèces érémophiles, *Pterocles alchata* est seule à muer au printemps. Par conséquent, chez

les Oiseaux du désert la mue s'opère, dans la règle, une fois par an; elle commence en juin, atteint son maximum en juillet-août et se termine en septembre.

Il apparaît de ce que nous venons d'exposer que la faune nidifiante des déserts est pauvre en espèces, la densité des populations est basse, elle aussi. Ces circonstances caractérisent l'aspect estival de la faune avienne. Toutefois, il faut tenir compte du fait, qu'à la période estivale, du point de vue écologique, aux latitudes tempérées, correspond dans nos déserts le printemps, c'est-à-dire la période de végétation de la majorité des plantes, un régime hydrologique relativement favorable, la grande activité des insectes, en tout cas des insectes mésophiles. La reproduction des Oiseaux se situe dans la même période.

L'été «du calendrier» correspond dans le désert à la période de dépression du point de vue écologique. La période automnale présente des caractères particuliers. Les conditions générales (surtout la température) nécessaires à l'existence des espèces sédentaires, s'améliorent sensiblement. L'aspect général de l'avifaune change grâce à l'apparition des Oiseaux-migrateurs traversant le désert. Enfin nous avons établi qu'en hiver a lieu la deuxième période de dépression de l'activité vitale des animaux du désert; elle trouve une très nette expression dans le monde des Insectes et des Reptiles, toutefois elle est moins prononcée dans celui des Mammifères et des Oiseaux. Peu nombreuses sont les espèces qui restent pour hiverner. C'est ainsi que vers la fin de 1946 nous avons rencontré près du puits Tchaguil, en Turkménie nord-ouest, seulement 4 espèces sédentaires (*Alectoris graeca*, *Galerida cristata*, *Calandrella pispoletta*, *Buteo rufinus*).

Dans les déserts du sud de l'U. R. S. S., la grande partie de la faune avienne se compose d'espèces de passage; dans le Kara-Koum, par exemple, elles sont au nombre de 164. Dans les déserts de notre pays, de même qu'ailleurs, notamment au Sahara ou en Lybie, la migration des Oiseaux, surtout des Passereaux et des Rapaces, s'effectue sur un large front. Soulignons toutefois, que dans le désert, parallèlement au mouvement sur un large front, on observe une certaine concentration d'Oiseaux dans des endroits favorables au point de vue écologique (p. e. entre la mer d'Aral et la mer Caspienne dans la vallée d'Ouzboi et dans le désert proprement dit, près des aquatoria provisoires, et des pistes des caravanes). Au printemps, la migration a lieu surtout en mars-avril et jusqu'au début de mai; en automne, elle commence à la mi-août et dure jusqu'à la fin d'octobre.

La morphologie des Oiseaux du désert présente quelques traits particuliers. Nous n'avons pas la possibilité de faire ici une étude approfondie de ce problème; nous nous bornerons à quelques remarques sur les organes de locomotion. Le désert se caractérise par des biotopes ouverts, par des conditions relativement défavorables de protection et, à l'exception de courtes périodes, par l'insuffisance de ressources alimentaires et le manque d'eau. Ceci est à l'origine de certaines adaptations dans le vol et la course. Les représentants types ayant des adaptations particulières au vol sont les Gangas. L'Oiseau coureur par excellence est avant tout *Podoces panderi*, dont l'aile courte et obtuse est munie de rémiges larges et souples, ses pieds sont fortement développés. Le développement relativement fort des pieds s'observe chez de nombreux autres Oiseaux du désert, par exemple chez *Caprimulgus aegyptius*, *Lanius excubitor*, *Oenanthe isabellina*, *Scotocerca inquieta*, *Burhinus oedicnemus*, *Cursorius cursor*, *Charadrius leschenaultii*, *Charadrius asiaticus*. La face

plantaire des doigts est fortement cornifiée (comme chez les Gangas) ce qui est une adaption en vue de protéger les pieds du sol surchauffé.

On sait que la couleur du plumage chez les Oiseaux du désert est très caractéristique. Elle est propre aux groupes les plus variés d'Oiseaux et peut être rapportée aux manifestations de l'isomorphisme écologique et géographique.

Il ne faut pas surestimer l'importance des réserves d'eau dans la vie des Oiseaux du désert. Les traits caractéristiques du métabolisme hydrique (absence de l'évaporation, ou évaporation infirme à travers la peau, réabsorption dans le cloaque de l'eau non assimilée) contribuent au fait que quelques variétés seulement éprouvent le besoin absolu de boire, alors que la majorité se contente d'eau métabolique. Au premier groupe appartiennent les espèces granivores, en particulier les Gangas (de même que les Pigeons et certains Fringillides). Il est probable, qu'on peut associer à cette circonstance le haut développement de l'appareil du vol chez certains de ces Oiseaux. Les Insectivores et les Rapaces peuvent se passer d'eau. Néanmoins, lorsque par un temps chaud l'occasion se présente, la majorité, sinon toutes les espèces du désert boivent de l'eau.

De nombreux auteurs ont traité les problèmes de la zoogéographie des déserts et notamment ceux du Turkestan. Les conclusions des auteurs concernant l'histoire de la faune des déserts sont assez contradictoires. Il suffit de rappeler que jusqu'à présent l'unanimité ne s'est pas faite dans la question de la caractéristique et de la délimitation des catégories des déserts sur le territoire de l'Asie. On reconnaît en général que dans la région zoographique paléarctique il existe deux catégories de déserts: déserts du Nord, du type dit «mongol» ou «Gobi», et les déserts du Sud, du type dit «Sahara». Sous réserve du caractère conventionnel d'une telle division, il est hors de doute, que ces deux catégories, du point de vue géographie physique ainsi que biogéographique, existent réellement. Les dits types existent dans la zone désertique de l'U. R. S. S. et le problème des limites naturelles de leur faune a trouvé sa solution grâce aux investigations des zoologistes et, en premier lieu, des ornithologistes.

L'étude de la faune avienne des deux grands déserts de l'U. R. S. S. (Kara-Koum et Kizyl-Koum), ne laisse aucun doute que cette faune est celle de tous les déserts du Sud. La liste des espèces d'Oiseaux nichant dans le désert du Kara-Koum et du Kizyl-Koum le prouve de façon assez convaincante: *Columba livia*, *Streptopelia turtur*, *Pterocles alchata*, *Pterocles orientalis*, *Otis undulata*, *Burhinus oedicnemus*, *Charadrius leschenaultii*, *Charadrius asiaticus*, *Aquila chrysaëtos*, *Buteo rufinus*, *Athene noctua*, *Bubo bubo*, *Caprimulgus aegyptius*, *Caprimulgus europaeus*, *Dendrocopos major*, *Oenanthe deserti* *Oenanthe isabellina*, *Erythropygia galactotes*, *Sylvia nana*, *Sylvia curruca*, *Hippolais languida*, *Hippolais caligata*, *Lanius excubitor*, *Parus major*, *Galerida cristata*, *Calandrella cinerea*, *Calandrella pispoletta*, *Passer ammodendri*, *Bucanetes githagineus*, *Podoces panderi*, *Corvus corax*.

La majorité de ces espèces est représentée dans les deux déserts par les mêmes sous-espèces. En font exception: *Bubo bubo* (à Kara-Koum: *omissus;* à Kizyl-Koum: *hemachalanus*), *Sylvia curruca snigirewskii* dans le Kara-Koum et *halimodendri* à Kizyl-Koum. *Bucanetes githagineus crassirostris* dans le Kara-Koum et *mongolicus* à Kizyl-Koum.

Par conséquent, la ressemblance entre la faune du Kara-Koum et du Kizyl-Koum est très grande. Le peu de différence existant toutefois entre les espèces est due à l'absence dans le Kara-Koum de l'élément mongol (*Syrrhaptes paradoxus*) et à Kizyl-Koum des

éléments sahariens (*Passer simplex*, *Ammomanes deserti*, *Scotocerca inquieta*, *Cursorius cursor*). Notons que *Scotocerca* a, au cours de ces dernières années, agrandi son aire et il a pénétré jusqu'aux parties centrales du Kizyl-Koum.

Ainsi donc, Amou-Daria ne constitue pas de barrière biogéographique pour la faune du désert sablonneux. On voit la ressemblance encore s'accentuer si au cours de l'analyse l'on tient compte des espèces d'Oiseaux attachés aux terrains pierreux (*Alectoris graeca*, *Neophron percnopterus*, *Falco tinnunculus*, *Falco cherrug*). Malgré l'existence de certaines différences entre les faunes aviennes du Kara-Koum et du Kizyl-Koum elles sont très proches l'une de l'autre, ce qui trouve également sa confirmation dans la composition de la faune mammalogique.

Dans la faune du Kara-Koum et du Kizyl-Koum prédominent du point de vue biotopique les psammophiles, espèces habitant le désert sablonneux et avec des buissons. D'après nos calculs 17 espèces sur 28, constituant le «noyau» de la faune avienne du Kara-Koum, sont psammophiles (Pterocletes, *Burhinus oedicnemus*, *Caprimulgus aegyptius*, *Sylvia nana*, *Scotocerca inquieta*, *Passer simplex*, *P. ammodendri*, *Podoces panderi*, etc.) 4 espèces habitent les régions désertiques à sol ferme, 2 espèces habitent les terrains accidentés et 5 sont répandues dans des terrains variés, tant sablonneux, qu'argileux. Il est à noter que dans les régions désertiques du Kazakhstan prédominent les espèces caractéristiques des sols fermes, on y trouve des éléments des déserts du type mongol.

On peut citer seulement deux espèces en tant qu'endémiques et spécifiques pour tous les déserts tourans: *Podoces panderi* et *Hippolais languida*.

De même la faune avienne du Kara-Koum compte un petit nombre d'endémiques d'ordre subspécifique: *Passer simplex zarudnyi*, *P. ammodendri korejewi*, *Parus major bokharensis*, *Sylvia curruca snigirewskii*, *Scotocerca inquieta platyura*, *Dendrocopos major albipennis*. On pourrait y rattacher les sous-espèces caractéristiques pour l'ensemble des déserts persans et touraniens: *Galerida cristata ivanowi*, *Caprimulgus aegyptius arenicolor*, *Athene noctua bactriana*, *Cursorius cursor bogolioubowi*, *Otis undulata macqueenii*, *Pterocles alchata caudacutus*, *P. orientalis arenarius*. Ces deux listes prouvent que l'endémisme subspécifique est bien prononcé dans la faune avienne des zones arides de l'Asie centrale et de l'Asie occidentale.

Dans une certaine mesure, ces données ne s'accordent pas avec les opinions des auteurs pour qui le Turkestan constitue un foyer de formation de la faune désertique, pareil aux territoires désertiques de l'Asie centrale et du Sahara. Le degré de différenciation des formes aviennes habitant les déserts du Sud de l'U. R. S. S. n'a pas dépassé le stade des différences subspécifiques. On pourrait présumer, qu'il existe dans le Touran un foyer nouveau en activité de la formation de l'avifaune du désert. Cette hypothèse s'accorde bien avec les plus récentes données sur l'histoire géomorphologique du Kara-Koum à l'époque post-pliocène.

Cette circonstance trouve sa confirmation dans l'analyse des rapports taxonomiques et biogéographiques des principales espèces d'Oiseaux qui nidifient dans le désert du Kara-Koum. L'Afrique du Nord est habitée par *Passer simplex*, *Scotocerca inquieta*, *Caprimulgus aegyptius*, *Cursorius cursor*, *Burhinus oedicnemus*, *Pterocles alchata*, *Pterocles orientalis*, *Otis undulata*. On pourrait y ajouter les sous-espèces: *Corvus corax ruficollis* et *Lanius excubitor pallidirostris*, la première identique et la seconde ressemblante à celle du Sahara. D'origine plutôt mongole sont les espèces suivantes: *Oenanthe isabellina*, *Charadrius*

leschenaultii et *Charadrius asiaticus.* Dans toute la zone des déserts africains et asiatiques sont répandus *Calandrella cinerea*, *Oenanthe deserti*, *Sylvia nana*, *Athene noctua*, *Buteo rufinus*, nidifiant dans le désert du Kara-Koum.

Enfin, nous considérons à part *Parus major bokharensis*, représentant une sous-espèce du groupe de l'Asie du Sud de l'espèce largement répandue. Nous avons déjà parlé des caractères zoogéographiques de *Podoces panderi; Dendrocopos major albipennis* représente une espèce très répandue en Europe, en Asie et en Afrique du Nord, formant une sous-espèce bien caractérisée, d'origine vraisemblablement tourane. *Sylvia curruca* et *Aquila chrysaëtos* sont des espèces très répandues, la première en Europe et en Asie, la seconde en Europe, Asie, Afrique du Nord et Amérique. *Hippolais caligata* est difficile à caractériser: au Kara-Koum elle est représentée par une variété qui niche depuis la Mongolie et le Kashmir jusqu'à l'Iran et les environs de la mer Caspienne.

Il nous reste à étudier le problème de savoir quelles sont les limites de distribution des espèces caractéristiques pour le Kara-Koum et le Kizyl-Koum en dehors de ces déserts. Parmi les formes d'origine saharienne communes à ces déserts, on trouve au nord ou au nord-est du Kizyl-Koum les espèces suivantes: *Corvus corax*, *Hippolais languida*, *Erythropygia galactotes*, *Caprimulgus aegyptius*, *Pterocles alchata*, *Burhinus oedicnemus.* Certaines parmi ces formes dépassent les limites de Kizyl-Koum, telle par exemple *Pterocles alchata*, qui, à l'est, atteint Zaissan. Se rapprochent de cette catégorie les espèces d'origine non saharienne, ne pénétrant pas toutefois en Mongolie: *Parus major bokharensis*, *Dendrocopos major albipennis*, *Passer ammodendri*, *Podoces panderi.* Ainsi donc, pour de nombreuses espèces répandues dans les déserts de l'U. R. S. S., Kizyl-Koum constitue la limite nord de leur distribution.

Il résulte de ce que nous venons d'exposer, que dans le territoire désertique de l'U.R.S.S., au sud d'Oust-Ourt, sur le bas Amou-Daria et Syr-Daria, et à l'ouest des terrains sablonneux du Balkhach, prédominent les espèces d'Oiseaux d'origine méridionale, ce qui constitue le trait le plus caractéristique de cette faune avienne. Au nord et à l'ouest de cette limite on note l'influence prédominante des déserts du nord dit «mongols», ce qui s'observe notamment dans les vastes déserts situés entre la mer d'Aral et la mer Caspienne, dans le désert Betpak-Dala, dans les régions désertiques de Sémiretchié, etc. A propos de la limite naturelle entre les types de déserts du Nord et du Sud, il faudrait ajouter, qu'au point de vue biogéographique, cette limite doit être considérée dans une large mesure comme conventionelle. Cette circonstance trouve sa confirmation, par exemple, dans la composition de la faune avienne de l'Oust-Ourt du Sud, que nous avons étudiée. Nous n'y avons pas trouvé d'espèces caractéristiques pour la faune avienne des déserts sablonneux, à savoir: *Ammomanes deserti*, *Hippolais languida*, *Hippolais caligata*, *Caprimulgus aegyptius*, les deux espèces de *Pterocles*, *Cursorius cursor.*

Par ailleurs, dans ces localités, on trouve d'habitude en grand nombre des éléments d'origine saharienne (*Otis undulata*, *Burhinus oedicnemus*, *Corvus corax*, *Lanius excubitor*, etc.) et mongole (*Oenanthe isabellina*, les Pluviers); les éléments répandus dans toute la zone des déserts africains et asiatiques (*Oenanthe deserti*, *Calandrella cinerea*, *Sylvia nana*). Nous considérons donc la région Oust-Ourt du Sud comme intermédiaire entre les déserts du Nord et du Sud, ce qui trouve également sa confirmation dans la faune des Mammifères, des Reptiles et dans les données phytogéographiques.

Die Lebensdauer und Brutgrösse beim mitteldeutschen Star

WOLFGANG SCHNEIDER
Leipzig

Die Untersuchungen von D. LACK (1948) über Lebensdauer und Brutgrösse bei den Staren (*Sturnus vulgaris*) Englands, die von ihm mit A. SCHIFFERLI auch für die Schweiz angestellt wurden und zu denen auch die diesbezüglichen Arbeiten von H. N. KLUIJVER (1933) hinzuzunehmen sind, haben mich zu gleichlaufenden Beobachtungen in meiner mitteldeutschen Heimat veranlasst. Wenn ich es dabei unternehme, meine Ergebnisse hier vorzulegen, so gehe ich davon aus, dass bei der Vielgestaltigkeit des Klimas im deutschen Raum und der dadurch zutage tretenden unterschiedlichen Verhaltensweise des Stars, auf die auch E. SCHÜZ (1951) hingewiesen hat, der 3 Hauptgebiete in Europa unterscheidet, die jeweils auch Deutschland berühren, auch nur gebietsweise Untersuchungen einen zweckentsprechenden Überblick bieten können, nicht aber eine den Durchschnitt darstellende Gesamtwertung von Deutschland.

a) Bei den von mir untersuchten Starbruten schwankt das Gelege der Frühbrut (April/Mai) zwischen 4 und 8 (nur einmal 9) Eiern, bei der Spätbrut zwischen 2 und 6 Eiern. Bei der Frühbrut überwiegen 6 Eier gegenüber der nächsthäufigen Gelegegrösse von 5 Eiern. Diese beiden Hauptgruppen werden umrahmt nach unten hin von 4 Eiern und nach oben hin von 7 Eiern, während 8 oder gar 9 Eier je Gelege hier eine seltene Ausnahme sind. Bei der Spätbrut dagegen ist die häufigste Gelegezahl 4 Eier, denen 5 Eier je Gelege nachrangieren, während 6 Eier als Gelegezahl einer Spätbrut offenbar eine Ausnahme bilden. Daneben finden sich schon häufiger 3 Eier und seltener 2 Eier (Tabelle 1).

Stellen wir diesen Zahlen die englischen Durchschnittsergebnisse mit 4,9 und diejenigen Hollands mit 5,2 für Frühbruten gegenüber, so ergibt sich für mein Gebiet ein

TABELLE 1

Zahl der Eier	9	8	7	6	5	4	3	2	1	Durchschnitt
Frühbrut										
1921, 1924, 1950, 1951, 1952 insgesamt	—	2	5	24	21	4	—	—	—	5,6
1953	1	—	3	11	5	1	—	—	—	5,9
1954	—	—	1	12	8	1	—	—	—	5,6
Frühbrut insgesamt	1	2	9	47	34	6	—	—	—	5,7
Spätbrut										
1921, 1951, 1952	—	—	—	4	11	13	6	3	—	4,2
1953	—	—	—	—	7	8	1	—	—	4,4
1954	—	—	—	—	6	9	1	—	—	4,3
Spätbrut insgesamt	—	—	—	4	24	30	8	3	—	4,3

um 0,8 bzw. 0,5 höherer Durchschnitt für die Frühbruten. Dagegen ist der Durchschnitt der Spätbrutgelege in Holland und hier gleich hoch.

Etwa 18–20% der in der Früh- und Spätbrut gezeitigten Eier kommen nicht zum Schlüpfen. Sie sind entweder unbefruchtet oder weisen abgestorbene Embryonen auf. Während bei den Frühbruten ein Verlassen kaum vorkommt, ist bei den Spätbruten die Bindung an das Nest, gleichgültig ob es Eier oder Junge enthält, offenbar wesentlich geringer. Möglicherweise wirkt sich bereits ein Sinken des Fortpflanzungstriebes aus, denn Gründe, warum das Nest verlassen wird, sind meist nicht erkennbar. Hierbei darf schliesslich nicht übersehen werden, dass sich bereits bei Ende Juni gefangenen Spätbrutweibchen Spuren der beginnenden Mauser erkennen lassen und dass zu dieser Zeit der sonst in der Fortpflanzungszeit bei beiden Geschlechtern gelbe Schnabel wieder dunkel wird und dadurch die Unterschnabeläste die Unterscheidungsmerkmale zwischen ♂ und ♀ nicht mehr erkennen lassen.

TABELLE 2

Zahl der Pulli	9	8	7	6	5	4	3	2	1	Durchschnitt
Frühbrut										
1931, 1932, 1934, 1937, 1939, 1950, 1951, 1952	—	—	2	20	38	37	8	2	1	4,6
1953	—	—	1	7	6	2	4	—	—	4,9
1954	—	—	—	4	11	5	1	—	—	4,7
Frühbrut insgesamt	—	—	3	31	55	44	13	2	1	4,7
Spätbrut										
1939, 1951, 1952	—	—	—	—	4	8	11	4	1	3,3
1953	—	—	—	—	1	6	6	—	—	3,6
1954	—	—	—	—	3	1	6	1	—	3,5
Spätbrut insgesamt	—	—	—	—	8	15	23	5	1	3,5

Verluste ganzer Bruten sind in Tabelle 2 unberücksichtigt geblieben. Der Brutenumfang ist nach LACK für Frühbruten in England 3,9, in Holland 4,4 und in der Schweiz 4,5, so dass der hiesige für Frühbruten ermittelte Durchschnitt noch 0,2 über demjenigen der Schweiz liegt. Dagegen liegt der Durchschnitt der Brutgrösse bei Spätbruten hier mit 3,5 genau in der Mitte zwischen 3,0 für England und 4,0 für die Schweiz.

b) Eine besondere Stellung nehmen im mitteldeutschen Raum die Zweitbruten ein, die zeitlich zu den vorgenannten Spätbruten zu rechnen sind und auf der einen Seite in echte Zweitbruten, das heisst solche von Weibchen, die bereits erfolgreich eine erste (Früh-)Brut grosszogen, zerfallen, auf der anderen Seite aber in solche von Weibchen, die eine Ersatzbrut machen, oder von Einjahresweibchen, die um die Zeit der Spätbrut erst ihr Brutgeschäft absolvieren. Zu beachten ist aber, dass es immer wieder Jahre gibt, in denen jede Spätbrut hier völlig fehlt. Solche Jahre waren letztmals 1949 und 1950, in denen ich nach achtjähriger kriegsbedingter Abwesenheit meine 1919 begonnenen Untersuchungen wieder aufnahm. In vierundzwanzig Beobachtungsjahren lassen sich zum Teil auf Grund der Nestlinge in den Früh- und Spätbruten rund 27% Zweitbruten für

mein Gebiet feststellen. Dabei soll nicht unerwähnt bleiben, dass die letzten vier Jahre eine auffällige Häufung der echten Zweitbruten brachten. 1951 waren es 53,8%, 1952: 50%, 1953: 59% und 1954: 33% der Erstbrutweibchen, die eine echte zweite Brut hatten. Die Veranlassung zu Spät- bzw. Zweitbruten scheint weniger in Witterungs- als in Nahrungsfragen zu suchen sein, denn sonst hätte es 1954, das zufolge sehr ungünstiger Frühjahrswitterung eine Brutverzögerung der Frühbrut um etwa 10 Tage brachte, keine Spät- bzw. Zweitbruten geben dürfen.

Hiernach ergibt sich aus den zu a) und b) dargelegten Ergebnissen eine Jungenproduktion für mein Beobachtungsgebiet von 5,64 (mittlere Grösse der Frühbrut: 4,7 + (3,5 × 0,27) = mittlere Grösse der Spätbrut mal Prozent der Spätbruten). Die entsprechenden Zahlen betragen für die Schweiz 5,83 und für England 4,65 und damit die Verhältniszahl der Schweiz, Englands und hier wie 1,0:0,8:0,97.

c) Bei der Beurteilung der bestandsgestaltenden Faktoren muss auch die Frage nach der Beteiligung der Einjahrweibchen beim Brutgeschäft gestreift werden. In dem von mir unter Kontrolle gehaltenem Gebiet sind nur zweijährige und ältere Weibchen beim Brutgeschäft nachgewiesen worden. Ausser der Beringung erfolgt eine Kontrolle der Brutweibchen durch mich auch nach den von B. Kessel festgestellten Gefiedermerkmalen. Es handelt sich um eine zusätzliche Nachprüfung, vor allem hinsichtlich unberingter Brutweibchen, über deren Alter kein Ring eine Auskunft geben kann. Aber auch nach den Gefiedermerkmalen erscheint eine Beteiligung von Einjahrweibchen an der Frühbrut ausgeschlossen und nur für die Spätbrut bei ganz wenigen Einjahrweibchen wahrscheinlich. Da auch andere Beobachter im hiesigen Gebiet nichts wesentlich davon Abweichendes feststellen konnten, kann die Brutbeteiligung von Einjahrweibchen, also Weibchen, die schon in ihrem ersten Lebensjahr zu einer Brut schreiten, hier fast ausgeschlossen werden. Einzelfälle, auch wenn sie wirklich noch von mir nachgewiesen werden sollten und auch soweit sie hier von anderen Beobachtern tatsächlich schon festgestellt wurden, sind, im ganzen gesehen, ohne Bedeutung.

d) Es wäre als durchaus natürlich anzunehmen, dass jüngere Weibchen kleinere Gelege als ältere zeitigen. Diese Annahme bestätigt sich jedoch nicht. Dagegen erweist sich die von Lack vertretene Ansicht als richtig, dass ein Individuum dazu neige, ein Gelege von gleicher, aber nicht notwendig identischer Grösse in verschiedenen Jahren zu haben. Es wird natürlich in der freien Natur nicht immer leicht sein, ein einzelnes Weibchen überhaupt über viele Jahre hin darauf zu beobachten. Zwei solche Weibchen, die über vier Jahre kontrolliert wurden, mögen Vorstehendes veranschaulichen (Tabelle 3). Hinzugefügt muss bei diesen beiden Weibchen auch noch werden, dass sie obendrein die Neigung zu einer echten zweiten Brut fast in jedem Jahre erkennen lassen.

TABELLE 3

Jahr	Weibchen 1		Weibchen 2	
	Mai	Juni	Mai	Juni
1951	5	6	6	5
1952	5	5	—	5
1953	6	5	5	5
1954	5	4	6	5

e) Immer wieder steht der Beobachter vor der bereits von Kluijver festgestellten Tatsache, dass die Nestlinge einer grösseren Brut im Vergleich zu den Nestlingen kleinerer Bruten weniger Futter von den Stareltern zugetragen erhalten, denn es ist durchaus nicht so, dass die Altvögel ihre grösseren Bruten wesentlich mehr füttern als diejenigen, die nur eine geringere Anzahl Nestlinge zu versorgen haben. Das häufigere Heranschaffen von Futter zu den grösseren Bruten reicht jedenfalls nicht aus, um gegenüber den kleineren Bruten einen Ausgleich zu schaffen, wie wiederholte eigene Beobachtungen über die Fütterung verschieden grosser Bruten bestätigen.

f) Das Gewicht der Nestlinge andererseits überrascht insofern, als es selten ausgeglichene oder wenigstens angeglichene Gewichte der Nestgeschwister gibt. In jeder Brut

TABELLE 4

Gewichtsdifferenzen bei Nestgeschwistern

a erste Wägung, *b* zweite Wägung 5 Tage später

Pulli Nr.		1	2	3	4	5	6	7
Nest 1	*a*	39,0	37,0	35,0	33,0	22,0	—	—
	b	72,0	70,0	68,0	68,0	tot	—	—
Nest 2	*a*	41,5	40,0	37,5	35,0	34,0	29,0	—
	b	62,0	62,0	56,0	55,0	55,0	55,0	—
Nest 3	*a*	48,5	47,0	47,0	45,0	34,0	—	—
	b	75,0	73,0	71,0	67,0	65,0	—	—
Nest 4	*a*	45,0	43,0	39,0	24,0	—	—	—
	b	74,0	70,0	69,0	58,0	—	—	—
Nest 5	*a*	14,0	10,0	8,0	—	—	—	—
	b	46,0	42,0	25,0	—	—	—	—
Nest 6	*a*	44,5	44,5	44,0	42,5	42,0	30,0	—
	b	69,0	69,0	67,0	67,0	64,0	63,0	—
Nest 7	*a*	42,5	42,5	40,0	39,0	36,0	21,0	—
	b	70,0	68,0	68,0	66,0	65,0	54,0	—
Nest 8	*a*	32,5	32,0	32,0	31,5	20,5	—	—
	b	66,0	64,0	61,0	61,0	56,0	—	—
Nest 9	*a*	31,5	31,5	31,0	21,0	7,5[1]	—	—
	b	68,0	66,0	63,0	63,0	tot	—	—
Nest 10	*a*	35,5	34,0	31,5	26,0	—	—	—
	b	71,0	65,0	65,0	63,0	—	—	—
Nest 11	*a*	44,5	42,0	41,0	39,0	35,0	—	—
	b	70,0	69,0	69,0	69,0	67,0	—	—
Nest 12	*a*	42,5	41,5	41,5	39,5	33,0	26,5	—
	b	71,0	69,0	68,0	63,0	62,0	57,0	—
Nest 13	*a*	20,5	20,5	20,0	19,5	19,5	12,9	5,1[1]
	b	65,0	63,0	62,0	60,0	52,0	tot	tot
Nest 14	*a*	46,0	43,0	40,5	40,0	39,0	—	—
	b	78,0	66,0	66,0	66,0	63,0	—	—
Nest 15	*a*	36,0	33,0	33,0	27,5	17,0	—	—
	b	66,0	61,0	60,0	60,0	49,0	—	—
Nest 16	*a*	44,0	42,0	40,5	40,0	26,0	—	—
	b	72,0	69,0	66,0	64,0	54,0	—	—

[1] Lebt nur noch schwach.

bestehen sogar erhebliche Gewichtsdifferenzen, ohne dass eine Brut geringeren Umfangs dabei eine Ausnahme macht. Eine gewisse Gruppe von Nestlingen wird einer anderen kleineren im gleichen Nest gegenüberstehen, die offenbar sogar teilweise Untergewicht hat. In grösseren Bruten wird der Unterschied aber besonders auffällig sein (Tabelle 4).

Diese Beispiele liessen sich um weitere vermehren. In ihrer Tendenz sind sie sich sämtlich ähnlich. Die genannten Bruten sind restlos ausgeflogen. Bemerkenswert erscheint besonders das starke gewichtmässige Aufholen der schwächsten Nestlinge gegenüber ihren an Gewicht stärkeren Nestgeschwistern. Die Nestlinge in den hier aufgezählten Bruten waren bei der ersten Wägung in einem Alter von 4–6 Tagen, nur Nest 5 hatte erst 2–3 tägige Nestlinge. Die kritischen Tage, in denen die lebensschwachen Stücke im Nest ausscheiden, liegen etwa in den ersten fünf Lebenstagen.

g) Wenn ich zum Schluss die Lebensdauer des Stars in meinem Kontrollgebiet einer Betrachtung unterziehe, so möchte ich betonen, dass die den Zahlenangaben zugrunde liegenden Wiederfunde sämtlich belegt sind und dass es auf Grund eines grösseren Materials, das mir inzwischen zugänglich war, auch möglich wurde, genauere Werte zu erhalten, als sie mir bei einer früheren Überprüfung an nur eigenem Material nachweisbar waren. Trotzdem möchte ich meinen, dass die bisher vorliegenden Materialien allenthalben noch längst nicht ausreichend sind und dass sämtliche Berechnungen, so peinlich sie auch ausgeführt und durchdacht sind, vorerst mehr oder weniger hypothetisch bleiben. Es kann nicht übersehen werden, dass die Wiederfunde jeweils vielen Zufälligkeiten ausgesetzt sind, anders als die Materialien bei der Brutgrösse und den damit im Zusammenhang stehenden Problemen, wo genaue Unterlagen zu erhalten vielmehr in unserem Einflussbereich liegt. Zu bedenken ist, dass im allgemeinen Durchschnitt nur 2% Wiederfunde zur Verfügung stehen. Trotzdem kann natürlich gerade daraus, dass die für die Lebensdauer des Stars ermittelten Werte in den einzelnen untersuchten Gebieten in einer entsprechenden Relation zur Brutgrösse und Vermehrungsrate dieser Gebiete stehen, mit Recht gefolgert werden, dass ihnen ein sehr hoher Grad von Wahrscheinlichkeit innewohnt und dass die im Laufe kommender Jahre weiterhin zu erwartenden Wiederfunde die heutigen Errechnungen voll belegen werden. So fügen sich auch meine Untersuchungen in das uns durch LACK vermittelte Bild selbstverständlich mit den für mein Gebiet gültigen Werten durchaus ein.

Es mag überraschen, dass das mittlere Alter (Lebenserwartung ab 1. Januar des ersten Lebensjahres gerechnet) für die Schweiz nur mit 1,1 und für England mit 1,4 errechnet ist und sich für mein Gebiet ein Wert zwischen 1,1 und 1,2 ergibt, aber auch die Wiederfundlisten lassen augenfällig erkennen, dass in sämtlichen untersuchten Gebieten nur wenig wirklich alte Stare gemeldet wurden. Bei immerhin 2700 eigenen Starberingungen ist mir erst ein sechsjähriger Ringträger neuerdings vorgekommen, übrigens ein Weibchen, das sechs Jahre lang hier brütend festgestellt wurde, während lange Zeit nur wenig über drei Jahre alte Stare nachzuweisen waren.

Von 211 Ringfunden hiesiger Jungstare stammen 155 aus dem ersten Lebensjahre. Daraus errechnet sich eine Todesrate von 73% für diesen Zeitraum. Sie ist gleich derjenigen der Schweiz für Stare gleichen Alters und liegt 7% über der Todesrate im ersten Lebensjahr für englische Stare. Bei Altstaren liegt die mittlere jährliche Todesrate für

die Schweiz bei 63 % und in England nur bei 52 %, ein deutlicher Beweis, dass die Sterblichkeit bei den Jungstaren höher ist als bei den Altstaren, denn auch in meinem Gebiet stehen der Todesrate von 73 % für Jungstare im ersten Lebensjahr nur 61 % der Altvögel gegenüber.

Für die beiden Tabellen 5 und 6 habe ich der Einheitlichkeit und Übersichtlichkeit wegen die von Lack ermittelten Berechnungsgrundlagen in der gleichen Form verwendet, um auch eine schnelle Vergleichsmöglichkeit zu schaffen. In den Zahlen für die

TABELLE 5

Alter juvenil beringter Stare

Vom 1. Januar des ersten Lebensjahres an gerechnet, früherliegende Funde nicht gerechnet; das Jahr vom 1. Januar bis 31. Dezember.

Jahr	1	2	3	4	5	6	7	Total
Anzahl, tot gefunden	64	30	12	3	—	—	1	110

Mittlere jährliche Todesrate: 61 %. Mittleres Alter (Lebenserwartung am 1. Januar): 1,16 Jahre. Sterblichkeit im 1. Jahr: 58 %.

TABELLE 6

Sterblichkeit vom Beringungsdatum an gerechnet

Das Jahr vom 1. Juni bis 31. Mai des folgenden Jahres.

Jahr	1	2	3	4	5	6	7	Total
Anzahl, tot gefunden	155	34	15	6	—	—	1	211

Todesrate im ersten Lebensjahr: 73 %. Mittlere jährliche Todesrate nach dem 1. Jahr: 64 %.

Todesrate im ersten Lebensjahre sind die Funde in den ersten zwei Monaten nach dem Ausfliegen eingeschlossen. Nur die wenigsten Rückmeldungen aus dieser Zeit stammen vom Beringer selbst.

Nach Lack ist der Unterschied in den Todesraten der Altvögel Schweiz 63 zu England 52 % ungefähr gleich gross wie der Unterschied in der Jungenproduktion beider Populationen (5,83:4,65). Auf Grund meiner Untersuchungen (61 % zu 5,64) ergibt sich das erweiterte Bild 63:61:52 % mittlere jährliche Todesrate gegenüber 5,83:5,64:4,65 Jungenproduktion und bestätigt unter Berücksichtigung der für mein Gebiet ermittelten Sterblichkeit der Jungvögel, dass die Sterblichkeit des Stars hier höher als in England, aber etwas unter derjenigen der Schweiz liegen muss.

LITERATUR

Kluijver, H. N. (1933): *Bijdrage tot de Biologie en de Ecologie van den Spreeuw.* Versl. en Meded. Plantenziektenk. Dienst Nr. 69.

Lack, D. (1948): *Natural Selection and Family Size in the Starling.* Evolution *2:* 91–102.

Lack, D., und Schifferli, A. (1948): *Die Lebensdauer des Stars.* Orn. Beob. *45:* 107–114.

Schüz, E. (1951): *Vordringliche Fragen über die Lebensgeschichte des Stars.* Vogelwarte *16:* 41–44.

Über den Altersaufbau von Weißstorch-Populationen

Ernst Schüz

Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart und Vogelwarte Radolfzell

1. Einleitung

Eine noch längst nicht ausgeschöpfte Möglichkeit der Auswertung von Ringfunden besteht in der populationsdynamischen Analyse. In Stichproben seien hier quantitative Verhältnisse in den Populationen dreier Arten berührt, die sachlich oder verwandtschaftlich Bezug zum Weissen Storch haben:

Phalacrocorax carbo sinensis, Niederlande, Kortlandt, 1942. Dreijährig, ganz selten zweijährig brutreif. Jungenzahl auf 1 erfolgreich brütendes ♀ 1,25 (± 0,125). Sterblichkeitsrate im 1. Jahr 36 %, 2. Jahr 22 %, 3. Jahr 16 %, beim reifen ♂ jährlich 12–7 %, beim reifen ♀ 14–7 %.

Phalacrocorax auritus, Nordamerika, nach Zusammenfassung Hickey, 1952. Im Brutreifealter gegenüber der grossen Art wohl nur wenig früher. Jungenzahl aber 2,2. Sterblichkeitsrate im 1. Jahr zum Beispiel 75 %, 2. Jahr 39 %, 3. Jahr 23 %.

Nycticorax nycticorax, Nordamerika, Zusammenfassung von Hickey, 1952. Im allgemeinen schon einjährig brutreif, doch brüten 30 % der einjährigen oder älteren ♀♀ nicht oder ohne Bruterfolg. Jungenzahl 2,7. Sterblichkeitsrate im 1. Jahr 61 %.

2. Voraussetzungen

Nun bedarf eine solche Analyse einiger Voraussetzungen. Man kann sie etwa in den verschiedenen Arbeiten von Lack und in der Auswertung der amerikanischen Ringfunde in populationsdynamischer Hinsicht durch Hickey (1952) nachlesen. Es sei gleich vorweggenommen, dass diese Voraussetzungen in unserem Fall nicht voll erfüllt sind, so dass sie nachher wiederholt als *Einwand* bei der Auswertung erwähnt werden müssen.

a) Eine erste Voraussetzung, nämlich ein umfangreiches und erst damit *statistisch brauchbares Gut* an Einzelfunden, scheint zunächst gerade beim Weissen Storch nach fünfzigjähriger Beringung bejaht werden zu können. Aber die Bedingungen sind – wie sich zeigen wird – doch nicht so günstig, wie es auf den ersten Blick hin erscheint. – Die folgenden Punkte betreffen die Frage, inwieweit die Bestände der einzelnen Altersklassen gleichmässig erfasst und also beurteilt werden können. Auch darin gibt es Behinderungen:

b) Da ist zunächst einmal die Frage der *Haltbarkeit der Ringe*. Gehen bei einem Vogel verhältnismässig hoher Lebensdauer nicht im Lauf der Jahre Ringe verloren, so dass eine Anzahl Vögel übrigbleibt, die gar nicht mehr beringt und also populationsmässig nicht mehr zu erfassen ist? Dieser Einwand bestand früher gewiss zu Recht. Wenigstens die deutschen Vogelwarten (aber auch sonst wurde danach gehandelt) haben sich seit langem bemüht, die Korrosionsbeständigkeit, die Metallstärke und die Verschlusskraft

der Ringe zu steigern, und wenn wir es auch nicht leicht beweisen können, so darf man doch annehmen, dass nunmehr der nicht mehr erkennbare Anteil alter, einst erfasster Vögel ganz gering geworden ist (oder gar ausfällt)[1]. Immerhin müssen wir statistisch auch mit den Funden aus alter Zeit arbeiten, und da sie in dieser Richtung anzweifelbar sind, wird unser Bestand tatsächlich nach oben hin verkürzt erscheinen.

c) Weiterhin ist zu beachten, dass ein gewaltig weit ziehender, dazu noch spätreifer Vogel wie der Storch im Verlustfall *zeitlich und gebietlich* sehr verschiedene Aussichten auf Rückmeldungen bietet, so dass nach Gebiet, damit auch Jahreszeit und Lebensalter, grosse Unterschiede in der Erfassungsmöglichkeit bestehen. Davon wird noch die Rede sein.

d) Haben wir von dem Ringmeldungsgut einen so grossen *Zeitabstand*, dass alle Altersklassen entsprechend erfasst werden? Das könnte man bejahen, wenn seit Beginn des neuen Arbeitseinsatzes zwei Geschlechterfolgen verstrichen wären, also – sagen wir – einer Massenberingung 1910–1930 eine Erfassung 1911–1950 gefolgt wäre. Dann wären wir auch der hohen Altersstufen sicher. Leider kann von dieser Voraussetzung keine Rede sein: Wir haben einen ganz langsamen Anfang bald nach Jahrhundertbeginn mit Gelegenheitsfunden und erst 1930 eine Steigerung mit Anläufen einer planmässigen Erfassung von Ablesestörchen, und 1944/45 wurde diese Arbeit, wie bekannt, fast unvermittelt abgebrochen; das Wiederaufleben andernorts ist kein Ersatz. Es ist also sicher, dass die höheren Altersklassen in den Fundlisten schlechter – je höher desto schlechter – vertreten sind als die niedrigen.

e) Bei der statistischen Verwendung der Funde müssten Ablesestörche gesondert behandelt werden, da sie ja noch weiterleben können, im Unterschied zu den Totfunden. Diese Unterscheidung ist nicht reinlich durchgeführt.

3. Verlustzahlen

a) Zunächst stellen wir folgende Verlustzahlen einander gegenüber (siehe Schlusstabelle):

	Summe	1. Jahr	2.–15. Jahr	
Nachweise *in* Afrika und Asien	612	334	278	also 55 % im 1. Jahr
Störche *aus* den Niederlanden und Südwestdeutschland	253	187	66	also 74 % im 1. Jahr

Die Verluste verdichten sich demnach in einer auffälligen Weise – mehr als zu erwarten – *auf das erste Lebensjahr*. Dass die Werte der beiden Reihen so stark voneinander abweichen, ist leicht zu verstehen: Im ersten Fall handelt es sich um Funde ausserhalb Europas, mit Beginn frühestens Ende August, wenn die Massenverluste der ersten Lebenswochen schon überwunden sind. Diese sind aber in der zweiten Reihe voll eingerechnet!

b) Was nun den Weitergang der Verluste, also die Aufgliederung des 2.–15. Jahres, anbelangt, so haben wir darüber gute Unterlagen durch eine neue Arbeit von LIBBERT, 1954. Er untersucht die innerhalb der Brutmonate (genauer: 1. April bis 15. August)

[1] Es sei nicht verschwiegen, dass Herr Dr. F. HORNBERGER, dessen erfahrenen Rates ich mich erfreuen durfte, diesen Erfolg nicht so hoch einschätzt.

erzielten Funde auf ihre Verteilung im Raum. Das 1. Jahr bleibt bei ihm ausser Betracht. Wir greifen nur das 2.–6. Jahr heraus (Weiteres siehe Schlusstabelle):

	2.	3.	4.	5.	6. Jahr	
Alle Brutzeitenfunde	312	198	239	214	116	von 1367 Funden
Nur solche über 1000 km .	208	79	27	22	6	von 358 Funden

Man muss sich vorstellen, dass dem 2. Jahr ein in dieser Liste nicht erfasstes 1. Jahr mit dem Mehrfachen an Funden vorausgeht. (Man vergleiche die Erstjahrszahlen der angefügten Tabelle etwa unter B und C.) Daraus wird ein für den Storch bezeichnender Sachverhalt deutlich, den schon LANDSBOROUGH THOMSON 1926 herausgestellt hat. Das 2., noch deutlicher das 3. Lebensjahr sind in der Gesamtfundreihe schwach vertreten. Während bei fast allen anderen Vögeln von Jahr zu Jahr ein zuerst reissendes, dann schwächeres Fallen der Verluste eintritt, steigt beim Storch zwischenhinein – im 4. Jahr – die Zahl wieder an. Diese Abweichung entfällt dann, wenn wir nur die Funde in fernen Gebieten (über 1000 km) mustern. In dieser Besonderheit spricht sich die *Ortsuntreue der noch nicht brutreifen Störche* aus. Sie treiben sich zu einem grossen Teil in einem 2000 bis 3000 km entfernten Gebiet umher, wo die Aussicht auf Meldungen weit geringer ist als in der gut überschaubaren Heimat (LIBBERT, 1954). – Daraus geht hervor, dass im Sinn des Einwandes (c) gerade beim Storch die Prüfung des Gesamtbestandes erschwert ist.

4. Fundprozente und Überlebensraten

a) Nun wollen wir aber nicht eigentlich den Verlauf der jährlichen Verlustanteile wissen, sondern *das, was nach diesen Verlusten jährlich übrigbleibt.* Erst so ergibt sich ein Bild des Altersaufbaues der Populationen. Eine Überlegung zeigt freilich bald, dass die bisher ausgebreiteten Unterlagen dazu nicht ausreichen. Würden etwa die 253 oben geprüften Ringfunde der Störche der Niederlande und Baden-Württembergs den Gesamtbestand an Ringvögeln darstellen und wären diese vollzählig wiedergefunden, so liesse sich daraus errechnen, was Jahr für Jahr von diesem Bestand übriggeblieben ist. In Wirklichkeit sind aber im 1. Jahr 74% nicht des beringten Bestandes, sondern der insgesamt erfassten Verluste festgestellt, und diese jährlichen Verluste brauchen nicht ein wahres Abbild der vorhandenen Zahlen zu sein; die Verlustanteile stehen nicht Jahr für Jahr im gleichen Verhältnis zu der Bestandsgrösse! Wir erhalten erst dann die richtigen Beziehungen, *wenn wir die Zahl der Beringungen kennen und die Verluste auf sie beziehen.*

b) Es ist nun beachtlich, dass es in diesem Meldeanteil an der Beringungszahl schon *gebietsmässig* grosse Unterschiede gibt:

1,4 % bei ungarischen Störchen (158 von 10597 in den Jahren 1908–1912. SCHENK, 1931–1934).

1,2 %, 2 % und 2,3 % bei Störchen des Forschungskreises Insterburg (Ostpreussen), nämlich die Jahrgänge 1934–1936 nach den Meldungen bis Sommer 1937 (also noch nicht ganz ausgeschöpft). Der Störungsheimzug 1937 dürfte die jüngsten Vögel in besonderem Mass gezehntet haben (HORNBERGER, 1938).

6 % bei dänischen Störchen (120 von 1950, SKOVGAARD, 1926).

8,08 % bei niederländischen Störchen (183 bei 2264 in den Jahren 1911–1952, Naturhistorisches Reichsmuseum Leiden, brieflich 1954).

8,5 % bei Störchen Baden-Württembergs (119 von 1400 in den Jahren 1911–1952).

c) Was nun die Anteile der Ringfunde an den Beringungen *nach Jahresklassen* anbelangt, so wirken sich hier leider die Listenverluste bei der Vertreibung der Vogelwarte an den Verlagerungsorten aus: Die Beringungszahlen des Hauptbestandes sind nicht mehr zu ermitteln. Das ist für diese Untersuchungen ein grosser Verlust, denn die erfassbaren Zahlen – nämlich wiederum die für die Niederlande und für Baden-Württemberg – reichen statistisch nicht aus, sobald wir die Zahlen für den zweiten und die späteren Jahrgänge auflösen wollen. Wir müssen zum Teil interpolieren, weil – nach anderen Vorbildern – die Verluste doch von Jahrgang zu Jahrgang abnehmen und diese Abnahme bei zu kleinen Zahlen nicht mehr deutlich ist. Wir kommen dann auf folgende Fundanteile an je 100 beringten Störchen:

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	Lebensjahr
5,5	0,8	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1	%

Diese Zahlen sind nach der Reihe BC der Tabelle errechnet. Man beachte, dass dieser Reihe die bezeichnende «Einsattelung» der Kurve im 2. und 3. Jahr – siehe 3 b – fehlt. Es ist zu fragen, ob die Weststörche mit ihrer gegenüber den Oststörchen geringeren Nordsüd-Erstreckung der Jahresverbreitung von diesen Stufen mehr an Funden hergeben als die Oststörche, oder ob die Geringfügigkeit der Zahl den Sattel zufallmässig nicht zum Ausdruck kommen lässt. In jedem Fall sind die Dezimalwerte der Reihe mit Vorsicht zu benützen.

d) Diese Zahlen sind zu klein, als dass sie über das 2. Jahr hinaus brauchbare Anhaltspunkte für die Überlebensraten abgeben. Wir haben weit bessere *Überlebenszahlen* wenigstens der nicht mehr ganz jungen Jahrgänge durch die neue Arbeit von HORNBERGER (1954), der in dem Rossittener Storchforschungskreis lange Jahre den ganzen Nachwuchs beringt und Jahr für Jahr die Heimkehrer abgelesen hat. Wir kommen dabei auf folgende absolute Zahlen, die als gut begründet gelten können:

6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14. Lebensjahr
350	270	190	140	100	70	40	20	10

Diese Zahlen sind abgerundet; genaue Unterlagen finden sich in der anschliessenden Tabelle. Die Reihe lässt sich fortsetzen bis zum 18. Jahr (mit einem übrigbleibenden Storch), doch dürften die alten Störche ein wenig zu knapp erscheinen, da infolge des Krieges und des aufgezwungenen Abbruchs dieser Arbeiten die Altstörche uns nicht mehr so zur Erfassung bereitstanden wie die jüngeren Jahrgänge (Einwand 2d). Die Altersklassen unterhalb des 6. Jahres hingegen scheinen wegen der Abhaltung der Unreifen und der Reifenden von den Beobachtungsgebieten in diesem Zusammenhang nicht ausreichend verwertbar (Einwand 2c).

e) Es dürfte nun deutlich geworden sein, dass trotz stückweise wertvoller Unterlagen die Gesamterfassung eines grossen Bestandes doch schwieriger ist, als für den Fall der Rettung aller Beringungslisten hätte erwartet werden dürfen. So bedeutet die Skizzierung eines *idealen Populationsaufbaus* – Teil III der Tabelle – ein Wagnis. Als Ansatzpunkt gilt uns die Tatsache, dass im Groben durchschnittlich 1 Brutpaar 2 Junge zum Flüggewerden bringt, also 1000 ausfliegenden Jungen jeweils etwa 1000 Brutvögel entsprechen.

Die Zahl der Brutvögel ist den Hornbergerschen Zahlen (E) nur ungefähr gleichlaufend geführt: Berücksichtigt ist der noch recht schwache Bruteinsatz der Viertjährigen, ferner die in 2d und 4c besprochenen Mängel in der Erfassung mit der Alterszunahme. Es

würde zu weit führen, die zahlreichen Einzelerwägungen anzuführen, die diese Reihe wohl stützen, aber doch nur als eine *Arbeitsannahme* begründen können. (Die von HORNBERGER [1954, S. 147] angenommenen Grossverluste vom 6. auf das 7. Jahr sind nicht sichtbar gemacht. Man muss bedenken, dass HORNBERGERS Zahlen [S. 147] die jeweilige Rate der Erstbrüter betrifft. Es scheint mir möglich, dass die Abnahme in der fraglichen Stufe nur die Erschöpfung des neu zur Brut anfallenden Bestandes dartut.) Auf unsicheren Füssen steht die so schwer greifbare Reihe der Nichtbrüter. Die Tabelle nimmt (ohne überzeugende Gründe angeben zu können) an, dass auch die Unreifen reichlich in Tausendzahl vorhanden sind, dann aber um weitere potentiell Reife vermehrt werden, die aus unbekanntem Anlass (zum Teil Zufall wie Vorwegnahme der Niststelle durch Neuling) an einer Nestbesetzung mit Partner verhindert sind. Vielleicht ist dieser Betrag niedriger.

f) Es ist nachzutragen, dass die Annahme: 1 Brutpaar ergibt im Durchschnitt 2 Junge, nicht genau stimmt. Die wirklichen Nachwuchszahlen (*JZa*) für 10 Jahre (1944–1953) lauten für Oldenburg 1,847 (Oldenburg in 26 Jahren ergab 1,97), für Baden–Württemberg 2,40. In beiden Gebieten befindet sich der Storchbestand im Rückgang (SAUTER und SCHÜZ, 1954). Wenn eine Nachwuchsrate von fast 2,0 und im Falle Baden–Württemberg von 2,4 für die Erhaltung nicht ausreicht, so sind es offenkundig vom Menschen gesetzte, künstliche Ursachen, die einen so grossen Einbruch in das Gleichgewicht bringen: Vor allem die Verdrahtung der Industriegebiete und der Abschuss in gewissen Durchzugsländern (SCHÜZ, 1953, 1954). Auch dieser Vortrag muss also in der Mahnung ausklingen: *Möge schleunigst alles getan werden, um wenigstens im Hinblick auf das Schiessen von Störchen Abhilfe zu schaffen!* Nachdem die Schweiz ihren einst blühenden Storchbestand ganz verloren hat, sollte die Bedrohung dieser Vogelart soweit als irgend möglich eingeschränkt werden!

5. In Kürze:

Ein halbes Jahrhundert Storchberingung sollte einen guten Einblick in den Altersaufbau der Storchpopulationen erlauben. Allein: Kriegsbedingte Verluste von Beringungslisten erschweren eine Auswertung, und weitere Hindernisse sind die ungeheure Weite der Jahresverbreitung, das Fernverweilen der jüngeren Jahrgänge des spätreifenden Vogels (2c, 3b) und die Langlebigkeit (2d). Immerhin ist eine Darstellung des Altersaufbaues einer Population versucht worden (Tabelle). Der Bestand wenigstens der westlichen Störche ist durch populationsdynamisch nicht eingespielte Verluste (vor allem infolge der Drahtgefahren und des widerrechtlichen Abschusses in gewissen Durchzugsgebieten) dermassen belastet, dass der Storch in einem weiten Raum dem Untergang entgegengetrieben wird. Soweit eine Abhilfe in Frage kommt, sind diesbezügliche Schritte höchst dringlich (4f).

Zu danken für Mitteilungen und rechnerische Hilfen habe ich ausser meinen Mitarbeitern in der Vogelwarte Radolfzell (vormals Vogelwarte Rossitten) der Max-Planck-Gesellschaft noch der Vogelwarte Helgoland (Prof. Dr. DROST), dem Rijksmuseum van Natuurlijke Historie in Leiden (Dr. G. C. A. JUNGE, J. TAAPKEN) und Dr. A. C. V. VAN BEMMEL (Staatsbosbeheer Utrecht).

TABELLE

Beringt	Funde zusammen			Lebensalter in Jahren 1.	2.–19.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.
			I. Verluste																				
	612	A	Funde in Afrika und Asien . . .	334	278	124	68	33	16	14	6	4	4	4	1	2	1	–	1	–	–	–	–
1400	119	B	Störche von Baden-Württemberg.	78	41	6	10	5	3	7	3	2	2	2	–	–	–	–	1	–	–	–	–
2264	183	C	Störche der Niederlande.	124	59	23	11	6	7	7	1	–	–	1	2	–	–	1	–	–	–	–	–
3664	302	BC	Baden-Württemberg und Niederlande	202	100	29	21	11	10	14	4	2	2	3	2	–	–	1	1	–	–	–	–
	1367	D	Brutzeitfunde LIBBERT, 1954 . . .			312	198	239	214	122	102	75	49	26	17	8	5	–	–	–	–	–	–
			II. Jährlich überlebend																				
		A′	Nach A: Afrika-Asien-Funde . .	612		278	154	86	53	37	23	17	13	9	5	4	2	–	1	–	–	–	–
		A″	Ebenso umgerechnet auf 1000 . .	1000		454	252	145	87	60	38	28	21	15	8	7	3	(2)	1	–	–	–	–
		BC′	Nach BC: Störche Baden-Württemberg, Niederlande	302		100	71	50	39	29	15	11	9	7	5	(3)	(2)	(1)	1	–	–	–	–
		BC″	Ebenso umgerechnet auf 1000 . .	1000		331	235	166	129	96	50	36	30	23	17	(10)	(7)	(5)	3	–	–	–	–
		E	Nach HORNBERGER, 1954 (meist Ablese-Störche)			536	511	486	423	350	269	194	141	97	65	38	23	10	7	4	3	1	–
			III. Schätzung eines idealen Populationsaufbaues am 1. August																				
		F	1000 neu ausfliegende Junge (JGZ)	1000	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
		G	1400 Nichtbrütende Störche . . .		1400	570	390	200	80	50	30	20	15	12	10	6	5	4	3	2	1	1	1
		H	1000 Brütende Störche (zweimal HPa)	–	1000	–	–	110	160	150	130	110	90	70	50	40	30	20	15	10	7	5	3
		FGH	3400 Summe des ganzen Bestandes	1000	2400	570	390	310	240	200	160	130	105	82	60	46	35	24	18	12	8	6	4

Bemerkungen zur Tabelle

A. *Afrika und Asien.* Diese Reihe ist nicht vollständig; wir haben uns auf folgende Quellen beschränkt: 1. Libbert, Ringleben und Schüz, 1937. – 2. Schüz und Böhringer, 1950. – 3. G. Steinbacher, 1935, 1936, 1937. – 4. Ringleben, 1938. – 5. Stadie, 1939. – 6. Möller, 1949. – 7. Schüz, 1951. – Wie verschieden die Zahlen ausfallen können, sieht man an einer Gegenüberstellung derjenigen der Afrika – Asien-Arbeiten 1937 und 1950 (oben Nr. 1 und 2). Das Verhältnis 1. Jahr: 2.–15. Jahr lautet 1937 auf 163: 67, 1950 dagegen auf 129: 145. Diese Verschiedenheit erklärt sich so: 1928 und 1929 trat ein bedeutender Aufschwung in den Beringungszahlen ein. 1932 wurden in Deutschland wohl mindestens 3000 Störche beringt (davon Rossittenringe etwa 2000), 1933 noch erheblich mehr, 1934 sogar 7142 (davon Rossitten 5233), 1935 sodann 6492 (4830), 1936 rund 7500 (rund 6000), im Störungsjahr 1937 dagegen wohl kaum viel mehr als 3000 (2000). Die weiteren Zahlen fehlen für Rossitten, doch ist eine neue Zunahme 1939 und hernach ein kriegsbedingter Sturz offenkundig. In der Arbeit 1937 spielen die Frischmeldungen der vorausgehenden guten Jahre und unter ihnen natürlich die Erstjährigen die Hauptrolle. Diese Erstjährigen der guten Jahre waren bei der Arbeit 1950 also schon vorweggenommen, und da 1937 (siehe oben) und die bald nachfolgenden mageren Jahre nun keinen grossen Schub an Meldungen erbringen konnten, stellten 1950 im wesentlichen nur die wenigen Jahre unmittelbar vor dem Krieg die Erstjährigen; die reichen Jahrgänge vor 1937 lieferten 1950 vor allem Mehrjährige. Die Jahrgänge 1932–1936 machten im Bericht 1937 über 80 % der Funde und auch 1950 immer noch 45 % aus. Der Verhältnisanteil in 1950 wäre ohne das Versagen der Kriegsjahre bedeutend niedriger. Da sich die Mängel der beiden Berichte einigermassen aufwiegen, dürfte man mit der unter A vollzogenen Zusammenfassung dem Durchschnitt der Altersanteile an den Verlusten nahekommen.

B. *Baden–Württemberg.* Siehe Schüz, 1953, 1954.

C. *Niederlande.* Diese Zahlen sind freundlichst von J. Taapken, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie in Leiden, am 21. Mai 1954 zur Verfügung gestellt. Sie wurden von Dr. A. C. V. van Bemmel, Staatsbosbeheer Utrecht, errechnet. Die Fundzahlen sind demnach grösser als man aus Haverschmidt, 1936, und den amtlichen Ringfundberichten entnehmen kann.

LITERATUR

Haverschmidt, F. (1936): *Terugmeldingen van in Nederland geringde Ooievaars.* Ardea *25.*
Hickey, J. J. (1952): *Survival Studies of Banded Birds.* U.S. Dep. Int., Spec. Sci. Rep. Wildlife No. *15.*
Hornberger, F. (1954): *Reifealter und Ansiedlung beim Weissen Storch.* Vogelwarte *17.*
Kortlandt, A. (1942): *Levensloop, sammenstelling en structuur der Nederlandse aalscholverbevolkning.* Ardea *31.*
Lack, D. (1943): *The Age of the Blackbird.* Brit. Birds *36.*
– (1943): *The Age of some more Birds.* Brit. Birds *36.*
Libbert, W. (1954): *Wo verbleiben die Weißstörche aller Altersstufen in den Brutmonaten?* Vogelwarte *17.*
Libbert, W., Ringleben, H., und Schüz, E. (1937): *Ring-Wiederfunde deutscher Weißstörche aus Afrika und Asien.* Vogelzug *8.*
Möller, J. (1949): *Die Störche Stapelholms und seiner Randgebiete 1947.* Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst. *24.*
Ringleben, H. (1938): *Afrika- und Asien-Funde beringter Weisser Störche aus der Kurmark.* Märk. Tierw. *3.*
Sauter, U., und Schüz, E. (1954): *Bestandsveränderungen beim Weißstorch: Dritte Übersicht, 1939–1953.* Vogelwarte *17.*
Schenk, J. (1934): *Die Vogelberingungen des Kgl. Ungarischen Ornithologischen Instituts 1931–1932.* Aquila *38–41.*
Schüz, E. (1951): *Dreizehn Ringfunde von Weißstörchen.* Vogelwarte *16.*
– (1953): *Die Zugscheide des Weissen Storches nach den Beringungs-Ergebnissen.* Bonner Zool. Beitr. *4.*
– (1955): *Von der Storchforschung in Baden.* Mitt. Naturk. Natursch. (Freiburg) N. F. *6.*
Schüz, E., und Böhringer, R. (1950): *Vom Zug des Weißstorchs in Afrika und Asien nach den Ringfunden bis 1949.* Vogelwarte *15.*
Skovgaard, P. (1926): *Maerkede Storke.* Danske Fugle *2.*
Stadie, R. (1939): *Über die pommerischen Beringungsergebnisse beim Weissen Storch.* Dohrniana *18.*
Steinbacher, G. (1935, 1936, 1938): *Wiederfunde märkischer Ringvögel* I, II, III. Märk. Tierw. *1* und *2.*

The Study of Wading Birds in Relation to the Ecology of the Sea-Shore

John C. Smyth
Department of Zoology, University of Edinburgh

The relationships between animal populations of the sea-shore and the many species of wading birds which prey upon them form an aspect of shore ecology which seems to have been neglected. Nevertheless, it is one of some importance both to marine biologists and to ornithologists; large flocks of waders feeding on a shore exposed by the tide must have some effect on its invertebrate fauna, and equally the life of the shore must have some effect on the birds, in particular their distribution, movements and feeding behaviour.

This paper is based on notes made during a study of an entirely different problem of shore biology on over forty Scottish shores. It is hoped that part of the resulting data will be published in more detail later; a review of the whole has, however, suggested some general features which might assist further studies. The observations referred to here were of the more abundant species, and most of the shores on which they were made did not attract large concentrations of birds. All the shores concerned were of sand or mud.

It is possible to relate the distribution of most animals living on a sedimentary shore to the distribution of particle size in the sediment, some preferring sandier and others muddier conditions. Storer (1951) showed that this was true of the birds on a shore which he studied in California, and it was amply confirmed in the present study; for instance *Calidris canutus* and *Crocethia alba* were most frequently recorded feeding on sandy shores, while *Calidris alpina* and *Limosa lapponica* were commoner on muddier shores. On the other hand *Tringa totanus*, in the present study at least, was fairly evenly distributed over both sandy and muddy shores.

It is clear, however, that where such a separation occurs in choice of feeding ground, it must be related to preferences for different food organisms available in such places. A more instructive comparison, therefore, is between the birds present and the commoner invertebrates of the area on which they are observed feeding. When applied to the present study this comparison suggested several preferences, some obviously related to structural adaptation. *Limosa lapponica* was always recorded in places where annelid worms were present, and was most frequent where these were abundant; *Calidris alpina*, though much more variable in distribution, seemed to prefer areas where dipterous larvae were present; *Crocethia alba* was associated with sandy areas carrying fairly large numbers of small crustaceans; *Charadrius hiaticula* fed only where there was a surface fauna, which in the areas observed was usually of small gastropods, especially *Hydrobia ulvae; Haematopus ostralegus* was associated with the cockle *Cardium edule*, a relationship

which is confirmed by many observers. It is probable therefore that these organisms formed the most important part of the food, and were preferred by the birds in question.

Confirmation of these conclusions by direct observation has not always been easy. The examination of gut contents in these cases is not entirely satisfactory since soft elements in the food are more quickly digested than hard ones and the whole represents only a short period of feeding. Such a study on a sufficiently large scale is usually too wasteful of material to be practicable, although interesting results have been obtained, notably by SPERRY (1940) and REEDER (1951).

Much confirmatory evidence has been collected, however, by direct observation of feeding birds. Where the food organisms are large it is often possible to identify them directly. In the present study they were often too small for this, but it was usually possible to deduce their nature from the method of feeding employed by the bird. Feeding methods of waders seem to be divisible into four main types: (i) *picking* animals directly from the surface of the sand or mud; (ii) *probing* for animals living in burrows under the surface; (iii) "*puddling*" with bill or feet, including several methods of exposing burrowing animals by stirring up wet sand or mud with water so that they float to the surface of the sediment; and (iv) *direct pursuit* in shallow water of swimming animals such as fish, sometimes observed for instance in *Tringa nebularia*. On a particular shore the animals obtainable by the feeding method employed can usually be determined easily. In one particular case it was possible to determine in a mixed flock of *Charadrius hiaticula* and *Calidris alpina* that the former were picking gastropods (*Hydrobia*) from the surface of the sand, while the latter were taking a dipterous larva from immediately under the surface of the sand, in very shallow water, by scooping surface sand up into the water with the bill – a form of "puddling" which was easily imitated with a twig producing the same result.

Choice of feeding-ground is of course greatly influenced by the density of available food organisms as well as by their nature. It is well known that in some places dense populations of an animal such as *Talitrus saltator* may attract large numbers of waders of many species irrespective of any food preferences they may have under less favourable conditions. At the other extreme there are many areas of shore where there are not enough food organisms to attract any birds at all, or else only a few, and the present study suggests that these types of shore are sufficiently numerous to bring about considerable selection. It would be interesting to know how this takes place. In the present study the bird least affected by sparse shore faunas was the relatively solitary *Tringa totanus* which occurred on all types of shore and used a variety of feeding methods. This bears out the observation of NICHOLLS (1931) that gregariousness in shore birds is correlated with more restricted or specific feeding habits. On one shore a flock of *Calidris canutus* was observed feeding over an area where the food organism (a crustacean) gradually decreased in density due to a change in the sediment; the birds slowly fanned out to a point where they suddenly rose and moved to another part of the shore. It would be interesting to know what density of food organisms such a flock requires to continue feeding, and the extent to which this kind of behaviour brings about the selection referred to above.

Several other factors must enter into the choice of feeding-grounds and feeding behaviour, and an important one is obviously the state of the tide, which will affect them in at

least two ways. The first is by uncovering different feeding-grounds at different times; in some areas this is almost certainly the reason for considerable movements of birds along the shore. Its second effect is on the behaviour of the food organisms themselves and an illustration of this was found in the flock of *Charadrius hiaticula* and *Calidris alpina* already referred to. The latter, feeding on dipterous larvae, did so at all times when the area was uncovered, since enough standing water was always present in the ripple-marked sand. The former, however, feeding on *Hydrobia*, only fed very actively for a period after the area was uncovered since the shellfish slowly buried themselves under the surface of the sand after the water had receded; it seems that the birds would only pick up shellfish which were alive and moving.

Although some feeding certainly takes place at night darkness must also have a considerable effect, since methods of feeding which depend on sight will cease to be available. Presumably probing, however, which is more dependent on touch, can continue.

From the above discussion, it seems that several aspects of the shore must be considered before the behaviour and movements of shore birds are fully understood. This may well apply also to much larger scale movements than have been referred to here. Before any conclusions can be drawn, however, much more evidence will be required from a wider range of situations. Much of this could be assembled by field observers if, in addition to the usual notes of species, numbers, movements, time and weather, the following observations were made.

1. The feeding-ground should be described in terms of the nature of the sediment – rock, shingle, clean sand, muddy sand or mud – and features noted such as growing algae, or fresh water in the form of streams or estuarine conditions.

2. The position of the feeding-ground in relation to mean tidal level is important, in addition to the state of the tide at the time of observation.

3. If at all possible the more abundant animals or even types of animals occurring on or in the feeding-ground should be determined, with any evidence that can be obtained of the ones which are being taken.

Studies of this nature should make it possible to determine more accurately the differences in feeding habits which undoubtedly occur among waders, to relate them to the available food supply in a given area and the movements and behaviour of the birds. On some shores the wading birds clearly form an important tidal migrant predatory population which must be considered in studies of the ecology of the shore.

REFERENCES

Nicholls, J. T. (1931): *Notes on the Flocking of Shore Birds.* Auk *48:* 181.

Reeder, W. G. (1951): *Stomach Analysis of a Group of Shore Birds.* Condor *53:* 43–45.

Sperry, C. C. (1940): *Food Habits of a Group of Shore Birds: Woodcock, Snipe, Knot, and Dowitcher.* Wildlife Res. Bull. Washington *1:* 1–37.

Storer, R. W. (1951): *The Seasonal Occurrence of Shore Birds on Bay Farm Island, Alameda County, California.* Condor *53:* 186–193.

Bird Populations of some Lowland Forests near the Danube in Southern Slovakia

František J. Turček

Department of Biology, Forest Research Institute, Banská Štiavnica, Czechoslovakia

The bird fauna of the northern parts of the "Great Hungarian Plain", thus of the lowland northwards from the middle Danube (Schütt-Insel, Žitný ostrov), is relatively well known as compared with other parts of Slovakia or Hungary. There are more or less complete lists of bird-species in the works of Schenk (1918), of Balthasar (1934), further in the excellent paper of Keve/Kleiner (1940) and recently in the Ferianc's catalogue (1941). Besides these there is a great many of smaller, mainly faunistic papers by Hungarian ornithologists, dealing with the particular species of the area.

Physiography, Localities

The isle Žitný ostrov (in Slovakian) or Schütt-Insel (in German) is formed by the main stream of the Danube to the south and the branch called Little Danube to the north. It lies between Bratislava and Komárno and its maximal length is about 200 km. It is of aluvium substrate. The elevation is about 100–130 m s. s. l. and falls gently eastwards. The main ecological factor here is the water. The Danube branches at this point into numerous creeks and smaller channels. The ground- (or telluric) water level is high and is forced – especially at inundations – to the surface. The evaporation and even the condensation-water is plentiful and is of importance both to plants and animals. The Danube and the woods immediately around it are separated by an artificial dam from the entire isle. The area inside the dam – mainly forested land – is inundated one or several times a year. The yearly average precipitation is 600–700 mm and the mean temperature is 10° C.

The forests there are considered to be the remnants of extensive lowland forests of the prehistoric age, changed recently both qualitatively and quantitatively by man's interference. The ancient forests were mixed stands, while the recent ones – mainly inside the dam – are monocultures of poplars (the majority introduced forms) and willows. There were also introduced walnut, box-elder, lesser sycamore and black locust. The undergrowth of these forests is of several types – some with red dogwood, others with *Rubus caesius* or with introduced *Solidago canadensis*. Locally there are dense lianas of *Humulus* and *Clematis*. The second group of forests – mainly outside the dam – consists of mixed stands, moist, dense and rich, with predominating ash, elm, poplar, mixed with black locust, maple, oak, alder, willow, walnut and others. The undergrowth canopy is dense and formed by black elder, bladdernut, spindle-tree, sheepberry, hawthorn, hagberry and the lianas above mentioned. In the woods there are some temporary patches

of water or swamps with a dense vegetation of reed. The forests are surrounded by water, cultivated land or meadows. In the inundated area there is a remarkable Alpine influence, especially as to the plants.

The area studied by the writer extends from the westernmost parts of the isle to Komárno and includes forests of both groups mentioned. Several excursions were made from March to November in the years 1950 to 1953.

Methods, Materials

As there were no quantitative data from the isle regarding the birds, my purpose was to find how many birds live in these forests and what is their density per hectare. Plot census according to my own method "individual birds per hour per hectare" (Turček, 1951) was used, and where the cover was especially dense, strips of 20 m wide were taken. All birds (males, females, breeding, nonbreeding, visitants) seen or heard were counted. Only birds flying over the plot or strip were omitted. A total of about 70 counts was made, which showed the qualitative structure, while 31 hectares (sample plots) were chosen for quantitative survey in 1953, after the faunistic studies of previous years. Only species personally identified, when observed in these circumstances, were considered. This fact explains in some degree my relatively low number of total species, compared with the 248 forms of Balthasar (1934), or the 256 forms of Keve/Kleiner (1940). Generally, there were considered only birds which forage in and/or inhabit the forests, thus belonging to the forest community at least temporarily. (Trophic and topic relations, cf. Beklemisheff, 1951.)

Bird Populations

The list of species is omitted here but is given as an appendix for particular information. A total of 78 species, belonging to 55 genera of birds, was found in the studied forests. The index of species distribution is therefore 70·5 (Turček, 1951). The birds of all seasons were included.

The trophic and topic relations in the populations are tabulated in Table 1. The seasonal distribution is presented in Table 2, and the per hectare density in terms of individual birds in the year 1953 in Table 3.

TABLE I

The forest provides to the bird-group:	Life-forms of birds				
	Herbivorous	Diverzivorous	Insectivorous	Carnivorous	S
Food only	–	1	–	–	1
Shelter, nesting, roosting only	6	8	3	9	26
Both food and shelter, etc.	6	10	31	4	51
S	12	19	34	13	78

TABLE 2

Summer visitors (migrants)	38 species or	48 %
Wintering	9 species or	12 %
Resident (annual)	31 species or	40 %
S	78 species or	100 %

TABLE 3

April	17·3 ± 3 (0·9) birds, n = 5
June	29·2 ± 3 (2·1) birds, n = 9
July	27·5 ± 3 (1·1) birds, n = 12
September	23·5 ± 3 (0·7) birds, n = 2
October	24·0 ± 3 (1·4) birds, n = 3
	$S(n) = 31$

It should be noted that the significance of the differences in the density for particular months has been tested statistically ("t"-test) and shows: April–June is significant at 5 % level; June–July is not significant at all; July–September is highly significant at 1 % level; September–October is not significant at all. The all-year mean density is not presented here, for it would be of no real value.

It would be of great ecological importance to know the biomass-structure and dominance of the populations, but my materials up to the present time are not satisfactory for such calculations. It can be noted only that according to numerical dominance (individual dominance of PALMGREN's school) in summer the Goldfinch is dominant, in winter the Tits, while according to biomass-dominance the Turtle Dove is dominant in summer and the Pheasant in winter (alternatively the Magpie and Crows).

Discussion

Considering the number of birds per unit area (not the biomass), the lowland forests (Auwald) maintain the highest populations of birds among all the forests in Slovakia. According to my studies carried on in different forest communities (TURČEK, 1951, 1952), the oak-hornbeam mesophile community maintains a population about 20 birds per hectare, while the beech-maple-fir community maintains only about 16 birds per hectare. So far as my preliminary studies in other communities permit me to say, the density of birds in pine and also in spruce monocultures amounts to hardly 10 birds per hectare. Also the number of species is the highest in the lowland forests of *Populus-Salix* and of mixed *Fraxinus-Ulmus* type. As to the species composition of these communities, 58 species or 74 % are common in the forests of oak-hornbeam type. This seems to indicate a high degree of affinity of the two communities, mainly from the point of view of community evolution.

If the two main groups of the insular lowland forests are compared (thus, monocultures of poplar and willow, and, the mixed stands) the mixed stands naturally support a higher population (with more species) than the monocultures do. Quantitatively the relation of the bird populations of the two groups – monocultures to mixed – could be expressed as about 3 : 5.

While in mammals (and probably molluscs and insects, too) there are some relic species on the isle, as e.g. *Pitymys subterraneus* and *Microtus oeconomus*, in birds there could be considered as relic species the Curlew, Siskin and probably the Tufted Duck (KEVE/KLEINER, 1940). As to the zoogeographical distribution the birds of the isle were fully analysed by BALTHASAR (1934). It is surprising to find the high participation of Boreal

elements (19%), then of Eurosiberian (39%), European (20%), and finally of Mediterranean and Pontic elements with only 10% of the entire avifauna.

In the species composition and individual dominance of the bird populations of the island's woods it is worth while to note, among other things, the high density of the Linnet (which breeds twice a year, with first nest in the shrub, the second in the tree-level), of the Turtle Dove, the Songthrush (in the last the abundance is linked with the abundance of favourable nesting sites of low illumination, with abundance of molluscs up to 100 specimens per meter square and with abundance of berries in the fall). Locally Great-spotted Woodpecker, and in smaller degree the Lesser-spotted, is abundant (also the Green and Grey-headed Woodpeckers – which live in the same area – are not rare), and they have there a great economic importance in feeding on wood-boring insects of poplars. There is a high degree of infestation of poplars with wood-boring *Saperda* and *Cossus*. On the other hand is a striking fact the absence of the Jay in the breeding season; and the strong apparent dependence of the Nuthatch upon oak, also in the breeding season, for it is absent in summer from the woods without oak and occurs in late summer and fall in the flocks of Tits.

About the relationship of the forest to fields it is interesting to note that the isle-forests do provide shelter and breeding possibility (also roosting) to 26 species of birds which forage in fields; of these, nine species are birds of prey and owls. The great importance of even small woods, and of forests at all, in this prevalently agricultural land is therefore evident: the bird species mentioned are predators of small rodents and harmful insects in the fields as well as feeders on weedseeds. From the point of view of biocenology the species-group above mentioned is of great interest and importance, for this group carries on the exchange of matter between the two (or more) communities. On the other hand, even the existence of this group of organisms adds nothing to the concept of discontinuity of the biocenoses or ecosystems.

Consulting the particular cells of Table 1, there can be seen some peculiarities. Numerically the smallest life form is the herbivorous group, the greatest the insectivorous. Relatively too high is the group of diverzivores (omnivores auct.) and also the birds of prey or the carnivorous group as a whole. This – numerically considered – could indicate that these forest communities are undersaturated and open on the one hand, relatively unstable regarding the food resources and sites on the other. It is possible, however, that these relationships would show a different picture if the biomass, and not the number of individuals or species, were the base.

SUMMARY

1) The bird populations of some lowland forests of the isle Žitný ostrov between the two main branches of Danube in southern Slovakia were studied from 1950 to 1953. A total of about 70 counts has been made, besides 31 sample plots (one hectare in size) for quantitative census. A total of 78 species in 55 genera has been found. The index of species distribution was 70.5.

(2) The distribution of species into particular life forms and groups is shown in Table 1.

(3) The per hectare density of birds fluctuated from 17 birds in early spring (1953) to 29 birds in midsummer and to 24 birds in the fall.

(4) The lowland forests investigated maintain the highest bird populations among the forests in Slovakia (also the highest number of species), compared with the oak-hornbeam community with about 20 birds, the beech-maple-fir community with about 16 birds and the pine or spruce community with hardly 10 birds per hectare.

(5) The lowland forests studied provide home (without feeding) to 26 species of birds, mostly carnivorous and herbivorous-diverzivorous, which forage in the fields and open land, feeding especially on small rodents, insects and seeds of weeds.

APPENDIX

List of species

Corvus frugilegus
Corvus corone
Corvus monedula
Pica pica
Garrulus glandarius
Oriolus oriolus
Coccothraustes coccothraustes
Chloris chloris
Carduelis carduelis
Carduelis spinus
Carduelis cannabina
Serinus canaria
Pyrrhula pyrrhula
Fringilla coelebs
Fringilla montifringilla
Passer montanus
Emberiza citrinella
Anthus trivialis
Certhia familiaris
Sitta europaea
Parus major
Parus caeruleus
Parus atricapillus
Parus palustris
Aegithalos caudatus
Remiz pendulinus
Lanius minor
Lanius excubitor
Lanius collurio
Bombycilla garrulus
Muscicapa striata
Muscicapa albicollis
Phylloscopus collybita
Phylloscopus trochilus
Phylloscopus sibilatrix
Locustella fluviatilis
Acrocephalus palustris
Hippolais icterina
Sylvia nisoria
Sylvia borin
Sylvia communis
Sylvia atricapilla
Turdus pilaris
Turdus viscivorus
Turdus ericetorum
Turdus merula
Phoenicurus ochruros
Luscinia megarhyncha
Erithacus rubecula
Prunella modularis
Troglodytes troglodytes
Picus viridis
Picus canus
Dendrocopos major
Dendrocopos minor
Jynx torquilla
Upupa epops
Coracias garrulus
Caprimulgus europaeus
Asio otus
Athene noctua
Strix aluco
Cuculus canorus
Falco subbuteo
Falco tinnunculus
Buteo buteo
Accipiter gentilis
Accipiter nisus
Milvus migrans
Haliaeetus albicilla
Ciconia alba
Ardea cinerea
Nycticorax nycticorax
Anas platyrhyncha
Columba palumbus
Streptopelia turtur
Scolopax rusticola
Phasianus colchicus

(In one locality, Biskupice, there is in the forest a colony of Shag of about 200 nests.)

REFERENCES

BALTHASAR, V. (1934): *Die Vogelwelt der slowakischen Donau-Auwälder.* Z. Šafařík-Ges. Bratislava *8:* 187–215. (In Slovakian with German summary.)

BEKLEMISHEFF, V. N. (1951): *On the Classification of the Biocenological–Synphisiological–Connexes.* Bull. Moskovskoe obšč. ispyt. prirody, Biol. *56* (5). (In Russian.)

FERIANC, O. (1941): *Avifauna Slovenska.* Technický obzor slov. *2* (11). (In Slovakian.)

KLEINER/KEVE, A. (1940): *Mitteilungen über die Ornis der mittleren Donau.* Fol. Zool. Hydrobiol. *10:* 450–479.

SCHENK, J. (1918): *Aves, Fauna Regni Hungariae.* Budapest. (In Latin.)

TURČEK, F. J. (1951): *On the Stratification of the Avian Population of the Quercetc-carpinetum Forest Communities in Southern Slovakia.* Sylvia *13* (3). (In Slovakian with English summary.)

– (1952): *Ecological Analysis of the Bird and Mammalian Population of a Primeval Forest on Polana-mountain (Slovakia).* Rozpravy II. tř. České akad. *62* (3). (In Slovakian; English abstract in Bull. Int. Czech. Acad. Sci.)

The Population of the Yellow-legged Herring-Gull on a Large Lake in Finland

Paavo Voipio

Zoological Museum of Helsinki University

In Finland, the Yellow-legged Herring-Gull breeds on several big inland lakes, on numerous mosses in the South of Finland, and in the archipelago there. Both forms, the White-legged and Yellow-legged Herring-Gulls, occur and apparently hybridize in the archipelago of the south coast and in Aaland. But the Yellow-legged form is practically the only one which occurs inland.

On the lakes, the Yellow-legged form of *Larus argentatus* breeds side by side with *L. fuscus* without hybridization. As *L. fuscus* only exceptionally forms colonies on mosses, the Herring-Gull breeds alone in these habitats. Except the White Sea and the lakes Ladoga and Onega the large lakes of Finland are thus the only localities in the world where the Yellow-legged Herring-Gull belonging to the *cachinnans*-group (see Voipio, 1954) and *L. fuscus* live side by side in the same habitats without crossing and without any influence worth mentioning on the part of the white-legged *argentatus*. In Finnish inland lakes both species therefore offer great possibilities for many interesting comparisons regarding their ecology and ethology.

On Lake Saimaa both species live in colonies but on separate islets. Most pairs of *fuscus* are, however, solitary. The form *argentatus* prefers open treeless islets, whereas *fuscus* mostly nests on larger wooded islands. Four colonies of *argentatus* occur in the eastern and central part of the great southern basin of Lake Saimaa. In addition, some pairs in couples and some solitary pairs nest on the islets near the colonies mentioned. The average distance between the colonies is about 5 km and the water area bordered by them is about 30 km². Each colony contains only a few pairs (from six to twelve individuals). The small size of the separate breeding grounds seems to be the main cause of the limited size of the colonies. From this fact it also follows that mixed colonies containing both Gull species are not possible in inland lakes (the bigger islands are regularly densely wood-covered and not suited to the Herring-Gull colonies).

On Lake Saimaa the Herring-Gull is now rapidly increasing. According to the available information this species was already nesting in few *solitary* pairs during the 30's in the area studied. Now they breed in several colonies. Only broods consisting of 3 young were observed in the summer of 1953, and this was still respect of the fully fledged broods in August of that year.

There are two factors, each dependent on the small size of the available breeding grounds, which may contribute to the effective and successful breeding of *argentatus* under lake conditions. Firstly, all the members of a colony live mostly very close to each other on their

cliffs and the sight contact is continuous between them. This may help the stimulating function of social releasers in synchronizing the maturation processes in the sex glands of the members of the colony. It thus compensates for the limited size of the colony, which otherwise tends to diminish the effect of these stimuli (see DARLING, 1938; TINBERGEN, 1951). Secondly, as a consequence of the individual colonies containing only a few nesting pairs and of their rather scattered distribution on the lake, cannibalism seems to be entirely absent here in spite of the great increase of the population (see PALUDAN, 1951).

Because of the limited size of the nesting cliffs the increase of the population causes a rapid occupation of new nesting places, which only a few are available. As the Herring-Gulls settle down in colonies of several pairs, their territories occupy all suitable parts of such new breeding grounds. Consequently, every other species already breeding on them is forced to search for new nesting places. It seems to me that here is a factor present upon which some competition between *argentatus* and *fuscus* is based under lake conditions. *Fuscus* shows a strong tendency to breed in colonies, and this may indicate that *fuscus* bred formerly on the islets now occupied by *argentatus*.

The arrival of *L. argentatus* at the breeding places occurs, as is well known from marine conditions, earlier than that of other species. This holds good on Lake Saimaa too, as I was able to verify this spring (April 19th, 1954) when crossing the ice of the lake in search of the Herring-Gull there. Five birds were seen but no other species during the trip of c. 40 km. This also contributes to the occupation of new breeding places by *argentatus* at the expense of the other species. Correspondingly, the nesting of Herring-Gulls starts earlier than the nesting of other species. This was immediately seen about three weeks later this spring and three days after the breaking up of the ice. Twelve pairs belonging to four colonies each had 3 eggs, whereas in a colony of *fuscus* containing 10 birds the breeding was in the nest-building stage only. The same was indirectly seen in the summer 1953 from the young of *argentatus*, the first of which were able to fly by June 30th. This means that nesting started before the last week of April. According to the information available the ice melted on May 3rd of that year. It is worth mentioning that the Common Tern (*Sterna hirundo*) seems to have considerably decreased in numbers here after the Herring-Gull's powerful increase. The same phenomenon has also been observed elsewhere in Finland, viz. on Lake Päijänne (oral information given by Mr. M. LINKOLA; see also HORTLING, 1930). It is to be noted that while the Herring-Gulls are always the only breeders of the Larid family on their cliffs, the Common Tern nests together with *fuscus* on the same cliffs in at least three instances. This very fact clearly reflects the differences in the ecological influence of these two related Gull species upon their environment.

At present only a little can be said concerning the feeding habits of the population of *argentatus*. The stomachs of five birds (3 adults and 2 juveniles) shot in the breeding season contained fish remnants only. Also the vomit which was found in plenty on the breeding cliffs consisted exclusively of fish bones and scales. In spring, however, before the melting of ice, I found vomit containing bones and hairs of small mammals (*Microtus* sp.) besides the remnants of fish. This demonstrates that the birds search for food partly inland before the breaking up of the ice. Later, however, at the time of egg-laying they feed only on fish, as shown by the vomit seen this spring.

The Herring-Gulls of Lake Saimaa show some interesting features in habit as compared with *fuscus*. The defence of their brood against the intruder always results in driving the young far out on the open lake. This happens quite regularly and I could not find any young on the cliffs after my intrusion. The young of *fuscus*, on the other hand, definitely remain in the colony and hide although they are sufficiently grown to be able to swim. The driving out on the water is performed by the parents repeatedly diving down behind their young when the intruder draws near.

Both species (*argentatus* and *fuscus*) make violent aerial dives against the intruder on their colonies, and even *fuscus* is very daring in its repeated attacks. In this respect the behaviour is much the same in both species and even the sounds are alike – except some difference in the pitch of the call – when they make their attacks. A striking difference is, however, to be seen in the manner in which they descend upon the intruder: *argentatus* holds the legs extended under the tail whereas in *fuscus* the legs are stretched out downwards. This may be caused by poorer balance during the dive in *fuscus*, whose body regularly swings about its long axis on this occasion.

Fuscus seems to be more active against the intruder on its own breeding grounds on the lakes than in the mixed colonies under marine conditions (see e.g. RICHTER, 1938). In a mixed colony both species seem somewhat to counterbalance each other in their behaviour. *Argentatus* takes the active part in the defence of the colony by attacks whereas *fuscus* (but not *argentatus*) utters the high-intensity alarm call (TINBERGEN, 1951). In pure colonies, however, *argentatus* almost always utters the high-intensity call, but nevertheless this call is at times punctuated by the low-intensity call. This holds true even in spring before egg-laying, even though the low-intensity call is more often heared at that time. With *fuscus*, on the other hand, the low-intensity call is almost absent in the colonies with young in summer. But in spring, as well as again in late summer when the young can already fly, the low-intensity call is rather commonly and even most commonly heard. Under lake conditions, both alarm calls are thus present in both species. The disappearance of one call in one or other species is thus entirely out of the question under lake conditions. In mixed colonies, the striking differences in reaction may be a secondary phenomenon resulting from the prevailing conditions and from the mutual influence of these species upon each other.

REFERENCES

DARLING, F. (1938): *Bird Flocks and the Breeding Cycle*. Cambridge.

HORTLING, I. (1930): *En gulfotad gråtrut Larus argentatus omissus* Sushkin *? häckande i. S. Finland*. Ornis Fennica *7:* 61–67.

PALUDAN, K. (1951): *Contributions to the Breeding Biology of Larus argentatus and Larus fuscus*. Vidensk. Meddel. Dansk naturh. Foren. *114:* 1–128.

RICHTER, R. (1938): *Beobachtungen an einer gemischten Kolonie von Silbermöwe* (*Larus argentatus* Pont.) *und Heringsmöwe* (*Larus fuscus graellsii* Brehm). J. Orn. *86:* 366–373.

TINBERGEN, N. (1951): *The Study of Instinct*. Oxford.

VOIPIO, P. (1954): *Über die gelbfüssigen Silbermöwen Nordwesteuropas*. Acta Soc. Fauna Flora Fennica *71*, No. 1: 1–56.

Low Reproductive Rates in Birds, especially Sea-Birds

V. C. Wynne-Edwards

Aberdeen University

Our ideas on the subject of reproductive rates and clutch-size in birds owe very much to the work of Lack, who has come to the conclusion that, so far as nidicolous species at least are concerned, "the evidence suggests that birds reproduce as rapidly as they can"; and moreover that "clutch-size is not normally determined by the physiological capacity of the bird; nor is it adjusted to the mortality of the species. Instead, it is adapted to the average number of young that the parents can raise" (Lack, 1951, pp. 424, 425).

If the attempt is made to apply these conclusions to very slowly-reproducing species, to be found especially among the sea-birds and large raptors, difficulties become apparent, to which this paper is intended to draw attention.

It may be recalled that, though avian populations are often subject to fluctuations of a temporary character, and at times to long-continued upward or downward trends, their most usual long-term state is one approaching constancy. In any population which remains constant over a period the total births must equal the total deaths. The events of birth and death have different immediate causes and they differ in time and place; in order to achieve a balance, therefore, a state of adjustment and dependence between the birth and death rates needs to exist.

The balance could in theory be brought about by adjusting either rate to match the other: either one could be the independent, and the other the dependant variable; alternatively the two could participate mutually, each being to some extent capable of responding to population density. Lack has concluded that the birth rate is the independent variable, being selected to give maximum output, and the death rate is dependant, being always capable of removing any excess of population over and above a certain limit. It is the so-called density-dependant mortality factors which must be entirely relied upon to overtake the surplus, and provide the necessary flexibility in the death rate in this case.

A population of relatively long-lived animals such as sea-birds consists partly of mature and partly of immature individuals. At any particular time the power of reproduction, and of perpetuating the stock, resides in the adults alone. A valid "balance-sheet" of the population is to be found, therefore, in comparing the rates of recruitment and death of the adults, rather than in comparing the number of eggs laid with the total mortality at all ages. It is this rate of adult recruitment which appears in the slow-breeding birds to be capable of being a dependant variable, and of taking an important part in the regulation of numbers.

Long-lived species are those with a low adult death rate, and consequently a low recruitment rate. In all the several groups of birds which have independently become

adapted to marine habits, and also in the diurnal birds of prey, low recruitment is largely a consequence of a series of adaptations, which seem to have been evolved for no other purpose. Six such adaptations, all tending mutually to reinforce one another in depressing the recruitment rate, are considered here. Not all of them are found in every species or in every group, but the fact of their repeated recurrence in independent groups, as a result of parallel evolution, is a good indication that they play some important part in the economy of long-lived birds.

The Minimum Clutch

Laying a clutch of two eggs or one is not a primitive condition in birds, but one derived by a process of reduction, which has taken place independently in various groups. In the penguins, *Aptenodytes forsteri*, *A. patagonica* and *Eudyptes chrysolophus* (Matthews, 1929, p. 589) are "uniparous"; most penguins generally lay two or three eggs. All the Tubinares are uniparous. In the Steganopodes the minimum clutch has been reached independently in *Phaëthon*, *Morus* (part of *Sula*) and *Fregata*. A number of the Laridae have the normal clutch reduced to two, and the tropical oceanic terns *Sterna fuscata* and *anaethetus*, *Anous stolidus* and *minutus*, *Procelsterna cerulea* and *Gygis candida* are uniparous. All the Alcidae are uniparous except *Cepphus* spp., which generally lay two eggs. Among the birds of prey, clutches of one have been evolved independently in both the Cathartidae (e. g. the condors *Vultur* and *Gymnogyps*) and Falconidae (e. g. the martial eagle *Polemaëtus bellicosus* and bataleur *Terathopius ecaudatus*). Many other large eagles and vultures may lay either one or two; and there are several cases in the different groups where, though two eggs are laid, only one chick is normally reared (e. g. *Eudyptes crestatus*, Murphy, 1936, p. 424; *Sula dactylatra*, Fisher, 1903, p. 796; and *Catharacta skua*, especially in the southern races, Matthews, 1929, p. 581, and Murphy, *idem*, p. 1027).

Failure to Replace Lost Eggs

Single-broodedness is characteristic of sea-birds and raptors with small clutches, and in fact there appears to be no proved exception to the rule that uniparous sea-birds are single-brooded.

In the Tubinares and a few other quite isolated cases a very curious condition has arisen, wherein only one egg is laid in one year, and even if the the new-laid egg is immediately taken or destroyed, there is no attempt to re-nest and replace it. This implies the loss or sacrifice of the ability found generally among birds to replace a lost clutch, and it appears to have evolved three or more times, namely (i) in *Aptenodytes forsteri*, wherein the females depart for two months immediately the egg is laid (Prévost, 1953, p. 150), and possibly a few other penguins; (ii) in the Tubinares, wherein there is no proved exception; and (iii) in *Alca impennis*, the extinct great auk, of which Martin (1698, p. 48) wrote that it "lays his Egg, upon the bare Rock, which, if taken away, he lays no more for that year", and again (p. 64) that "Every Fowl lays an Egg Three different times (except the *Gairfowl* and *Fulmar*, which lay but once)". Non-replacement is believed to be the rule also in the California condor (*Gymnogyps*) and certain vultures

(e. g. *Aegypius monachus*), and it occurs often though not invariably in certain other large raptors (MAYAUD, 1950, p. 602). Of *Aquila chrysaëtos*, for example, the experienced oologist WOLLEY remarked that "when the eggs are taken, I have never heard of a second laying that year" (NEWTON, 1864, p. 12).

This condition is a difficult one to reconcile with the view that birds are reproducing as fast as possible, particularly since, as HEINROTH showed, the larger the bird the smaller the relative size of its egg, and the less, therefore, the relative cost of replacing it.

Prolongation of the Period of Parental Care

Within each of the groups being considered there is a tendency for the incubation and fledging periods to be prolonged. The incubation periods in penguins vary from about 5 weeks in *Pygoscelis* to 9 weeks in *A. forsteri*, in petrels from 5 ½ weeks in *Hydrobates* to over 11 in *Diomedea epomophora*, in terns from about 3 weeks in some species of *Sterna* to 5 in *Anous*, in auks from 4 in *Cepphus* to 6 in *Fratercula;* gannets require over 6 weeks, etc. In the raptors periods approaching 8 weeks occur in the Andean condor (*V. gryphus*) (RICHDALE, 1952, p. 142) and various Old World vultures and eagles such as *Gypaëtus* and *Terathopius.* The longest periods are generally found in those species in which the other restrictive adaptations are also most pronounced.

Fledging periods reaching or exceeding two months occur similarly in particular instances in all the groups mentioned, except the Alcidae. Mortality is commonly higher during the egg and chick stages than at any other time of life, and there is evidence to show that among the sea-birds and raptors the total nesting losses, though often variable from year to year and place to place, may sometimes be very great, even of the order of 80 or 90%. The conclusion cannot easily be avoided that if the incubation and fledging periods were shorter, egg and chick mortality would be less.

Reproductive Cycle Exceeding one Year

In three isolated groups the fledging period has become so long that the reproductive process takes twelve months or more, and consequently the adults cannot breed and bring off a chick in two consecutive years. This condition has evolved in the king penguin *A. patagonica*, the great albatrosses *D. epomophora* and *exulans*, and probably both the California and Andean condors (for references see RICHDALE, 1952). In each case there are related species with much shorter periods: *A. forsteri*, though a bird of twice the weight, requires only five months fledging period, compared with ten in *A. patagonica* (STONEHOUSE, 1953). Adult body-weight is attained by the chick in *A. patagonica* (GILLESPIE, 1932, p. 144) and *D. epomophora* (RICHDALE, 1939, p. 487) three or more months before it goes to sea, and it is therefore difficult to believe that the exceptional delay in the appearance of teleoptile plumage is imposed solely by a low plane of nutrition.

In the light of the other restrictive adaptations this remarkable condition could be interpreted as another similar device, having the effect of reducing the fecundity below the "unit rate" of one egg per pair per annum. Though the cases given are the only

ones in which one or more seasons are known to be regularly missed following successful reproduction, the same condition has frequently been observed to occur irregularly in other species, including several of the great eagles and vultures; Brown (1953, p. 110), for example, writing of Kenya, states that "particularly the larger eagles tend not to breed every year". An apparently analogous case is the evolution in the elephants, but in no other living mammals, of a gestation period exceeding twelve months.

Deferred Maturity

Some very large birds such as ostriches, geese, swans and bustards can sometimes breed at two years old, and otherwise at three; but many of the sea-birds and raptors must let three to five or more seasons pass before successfully breeding. (It is becoming more evident that in slowly-maturing species of birds all individuals do not usually reach the same stage, either of plumage or behaviour, at the same age; some may take a year or two longer than others, or even more, before either showing the first signs of nuptial behaviour or actually achieving its first consummation. This is parallelled in some other long-lived animals, e. g. the salmon [*Salmo* and *Oncorhynchus*]; it has the effect that all members of one year-class do not enter the ranks of the breeding population together. This may have an important smoothing effect on the recruitment rate, and be not unconnected with the regulation of numbers.)

The effect of prolonging immaturity is to increase the proportion of non-breeding "passengers" carried in the population. Each fledgling bird has a certain expectation of life, in some species surprisingly short, and every year added to the period of immaturity is in effect a year subtracted from adult life. Put in another way, the longer maturity is deferred, the smaller the proportion of individuals which survive to reach it. It is not difficult to show that the longest deferments are found not in primitive but in highly specialised members of the various groups. The condition is evidently due once more to a sacrifice of an ancestral power, in this case of earlier sexual development, and its effect is to reduce the collective fecundity of the population.

The incidence of deferred maturity follows a now-familiar pattern. Precise data regarding the age of first breeding are scanty and difficult to obtain, since in most groups experimental marking is the only means of determining it. Only the longest known periods in each group can be given here: in penguins, 5 ½ years in captivity in *A. patagonica* in each of two cases (Gillespie, 1932, p. 128); in petrels, 9 years to actual egg-laying in *D. epomophora* in one case, but two others returned without breeding at ages 7 and 8 (Richdale, 1952, p. 130); in the Steganopodes, *Sula bassana* attains adult plumage when either 4 or 5 years old (Witherby *et al.*, 1940, vol. 4), but there is no information from marked individuals; in the larger species of *Larus*, 4 or occasionally 5 years to adult plumage; in eagles, 3 ½ to 4 ½ years to adult plumage in *Aquila chrysaëtos* (Jollie, 1947, p. 574); in the condors, 9 years in captivity in *V. gryphus* in one case (Richdale, 1952, p. 134) and about 12 years in captivity in *G. californianus* in one case (Bent, 1937, p. 3).

Though the age at first breeding of the emperor penguin is not known, it is a significant fact that the great penguins, the great albatrosses and the condors have come by parallel evolution to share every one of the restrictive adaptations so far considered.

Sociable Breeding Habits

Slow-breeding birds have a strong tendency towards sociable breeding, whether they be penguins, petrels, tropic-birds, boobies, gulls, terns or auks; even in the birds of prey, usually regarded as territory-holders *par excellence*, a number of eagles, vultures and condors especially are inclined to sociability, and may even participate in mixed colonies like sea-birds. Nesting colonies are known to occur, for example, in the griffons (five species of *Gyps* and two of *Pseudogyps*), and in the Andean condor (*Vultur*). In the case of the osprey (*Pandion*), white-bellied sea-eagle (*Haliaeetus leucogaster*) and black kite (*Milvus migrans*) colonies exist only in especially favoured habitats – a situation for which parallels can readily be found in various species of *Larus* and *Sterna*, for example, which are normally sociable when they nest by the sea or great lakes, but solitary and apparently territorial in many of their inland habitats (e. g. *L. argentatus*, *fuscus* and *hyperboreus*, *Sterna hirundo*). Colony-size in these cases is probably correlated with the productivity of the feeding grounds, and, as LACK (1954) points out, the same also appears to be true of *Ardea cinerea*. This may well be a general correlation.

The habit of nesting in colonies has many-sided advantages, not necessarily the same in all species, but here it requires to be considered only in its relation to reproductive output. Not all sociable breeders are equally faithful to certain particular sites: however, the longest traditions seem to belong, in general, to the genera and species which best exhibit the restrictions on reproductive output already described.

Colony-nesting is not always or even usually imposed on birds by lack of suitable sites, since it often appears that, when for one reason or another a move is forced upon them, an alternative site can readily be found. This renders all the more curious the fact that the colonies, particularly of the more conservative kind, are sometimes full to overflowing; in fact where the species is in a flourishing state and undisturbed by man this is, in old-established and large colonies, probably the normal condition. Competition for nest-sites is usually intense, and may start months before eggs are actually laid. Not all comers can necessarily be accomodated: writing of *Procellaria gravis* on Nightingale Island, for example, ROWAN (1952, p. 106) says: "The breeding grounds at this season are so overcrowded that hundreds of birds, unable to find burrows, deposit their eggs on the surface of the soil. Such exposed eggs are seldom incubated, and are soon deserted by the parent birds." The regular precision with which the nests of some colonial birds are spaced out is another indication of the pressure to secure and hold a place.

A socially breeding bird must clearly have a strong drive to establish itself in the midst of the colony, and failure to do so must greatly diminish the chances of successful reproduction: otherwise the social habit would rapidly decay. Even in some birds more loosely or not all colonial, like eider-ducks (*Somateria*), and some of the geese, ravens, eagles and falcons the acceptable or recognised nest-sites are in fact semi-permanent and are used by successive generations of tenants, brand-new sites being rather infrequently brought into occupation. Similarly within the colonies of some of the sociable nesters, e. g. *Fulmarus glacialis* or *Rissa tridactyla* and probably even more clearly in the more open and diffuse colonies of, for example, *Diomedea exulans* (MATTHEWS, 1929, p. 566), occupation of an *established site* may be the prime focus of competition, and a prerequisite more or

less essential for successful reproduction. Expansion (not merely as a sequel to depopulation), fission and translocation of the colony may of course occur even in the most conservative species, but there is no doubt that the behaviour of the inhabitants contrives to put a strong brake on any tendency to change in the *status quo*.

There is a mechanism here for imposing a finite limit on the number of acceptable nest-sites, and thus a ceiling on the possible annual crop of eggs. If colony-size were generally to be correlated with the productivity of the food-supply, nest-sites in the colony could in fact exercise the same function as territories appear to do in many non-colonial birds (e. g. *Parus* spp., *vide* Kluyver and Tinbergen, 1953), in the control of population-density.

Discussion

It is theoretically possible to regulate the numbers in the population by density-dependant control of the recruitment rate alone, just as the numbers of coins in circulation can be controlled solely by replenishment from the banks. Control of this sort could be largely "intrinsic", that is, depending for its operation on the behaviour-responses of the members of the population themselves. Depending on immediate circumstances they could respond by being more determined or less determined to secure a nest-site, laying more or fewer eggs, or rearing more or fewer chicks, and there might be more or fewer opportunities for recruits to be admitted into the colony. On the contrary, such density-dependant agents of mortality as predators and parasites may be termed "extrinsic": the population must await their coming and accept the consequences, whenever and whatever these may be. Such birds as albatrosses, condors and the like do not in their adult stages attract specialist predators at all, and the advantage of having some autonomic control of numbers appears therefore to be the more important.

Their maximum or potential fecundity must of course be sufficient to allow them to recover from the accidents and disasters of density-*in*dependent mortality; but their lives are relatively so safe that this can be set very low – two eggs or one or "half-an-egg" per pair per annum. Losses of eggs may be accepted unconditionally, or, in other cases, conditionally; eggs and chicks may be well cared for, neglected, abandoned or even eaten by cannibal elders (in *Larus argentatus*, Paludan, 1951, p. 47; *Catharacta skua*, many authors, e. g. Murphy, 1936: p. 1019; *Pelecanus occidentalis*, Murphy, id., p. 814, 816) – another extraordinary condition which assumes a degree of rationality in the present context – and both eggs and chicks may be more or less carefully guarded from predators, if these are present. Paludan's outstanding contribution to this subject through the study of the *Larus* gulls led him to the same conclusion, namely that mortality of the chicks provides a mechanism for the regulation of numbers (Paludan, 1951, pp. 121, 122).

When a thriving population is at or approaching the optimum of numbers we might therefore expect a large surplus of non-breeders, many of them younger birds still unable to secure nest-sites, and an extra-heavy mortality of eggs and young; after a succession of disasters, on the other hand, when numbers have been much reduced, or during periods of free expansion, there may be nest-sites for all comers and a high record of nesting success, exploiting the potential fecundity as fully as possible. (Birds with a very

low maximum fecundity are ill-adapted to meet the unnatural depredations of mankind. The great auk became extinct before the facts of its life-history were made known, and it would be a desirable precaution to accord special international protection to the great penguins, albatrosses, condors – and perhaps cranes.)

Among the very long-lived slowly-breeding species, at the "predatory" end of the scale, the balance between intrinsic and extrinsic forces in the control of numbers appears to be heavily weighted in favour of the former; though, at the other end of the scale, the species which serve as food or prey of others may seldom attain the optimum density and almost always be exercising their reproductive capacity to the full, while their numbers are controlled principally by extrinsic agents.

The ultimate factor which decrees the upper limit of numbers attainable by a population is in most cases the food-supply. Though space here precludes a full discussion, it is very desirable to consider this in its relation to far-ranging birds, unbound by private territorial limits in their search for food. It must be pointed out that maximum population-density can only be achieved by protecting or conserving the food-supply, at the level of maximum productivity. Populations whose growth is not checked before a food-shortage is felt, caused by a depletion in the stock which supplies it, are economically inefficient, and must bring on themselves a reduction in population-density; if allowed to continue, this could quickly become dangerous. The highest density can be long-sustained only under conditions of maximum yield of food. Bird-populations are generally prevented from exceeding the optimum density within their proper habitat by specially developed checks, the commonest of which is the holding of territory. Territory-size is apparently correlated with the potential food-supply and reflects the productivity of the habitat, with the result that the optimum density is not exceeded and the stock of food is safeguarded. From the standpoint of the population as a whole, fighting for territory is a harmless substitute for direct fighting for food. Starvation, in so far as it is a density-dependant agent and not a density-independent disaster, usually appears to operate in eliminating a surplus which has been crowded out of the proper habitat and has overflowed into a less hospitable environment; it is then an indirect consequence of competition for space, and the stock of food in the proper habitat is not damaged by it. The holding of other individuals at a proper distance appears in very many situations to be the immediate object of intraspecific competition, and to serve as a general buffer against an ultimate and reckless competition for food.

The holding of individual territory in order to limit population-density is impossible on the open sea, and may present difficulties to communal feeders in general. Unless some analogous protective mechanism existed, overpopulation would frequently result. The further afield the birds were able to seek for food, the longer would it be before starvation began to be seriously felt, and the more widespread and wholesale the ultimate destruction. A collective response by a social group to general conditions of food-productivity does not appear so very much more abstract and improbable than the corresponding individual responses by male birds in claiming a territory. The limitation through such a collective response of the number of nest-sites (or colony-size) at a level consistent with the maximum yield from the food-supply would provide the required intrinsic mechanism.

The theory that slowly-breeding birds have evolved a series of interrelated adaptations, giving them a great measure of autonomic control of their numbers, permits, at any rate, a rational explanation to be offered of many hitherto unconsidered or anomalous features of their breeding biology. It shows that if they were adapted to impose their own limit on the number and size of their breeding colonies (as an alternative to limiting the minimum size of individual breeding territories) they could combine optimum feeding conditions with maximum numbers.

REFERENCES

BENT, A. C. (1937): *Life Histories of North American Birds of Prey*. Part. 1. U. S. Nat. Mus. Bull. *167*.

BROWN, L. H. (1952–3): *On the Biology of the Large Birds of Prey of the Embu District, Kenya Colony*. Ibis *94:* 577–620, and *95:* 74–114.

FISHER, W. K. (1903): *Birds of Laysan and the Leeward Islands, Hawaiian Group*. Bull. U. S. Fish Comm. *23:* 769–807.

GILLESPIE, T. H. (1932): *A Book of King Penguins*. London.

JOLLIE, M. (1947): *Plumage Changes in the Golden Eagle*. Auk *64:* 549–576.

KLUYVER, H. N., and TINBERGEN, L. (1953): *Territory and the Regulation of Density in Titmice*. Arch. néerland. de Zool. *10:* 265–289.

LACK, D. (1951): *Population Ecology in Birds – A Review*. Proc. Xth Int. Orn. Congr.: 409–448.

– (1954): *The Stability of the Heron Population*. British Birds *25:* 206–211.

MARTIN, M. (1698): *A Late Voyage to St. Kilda, etc.* London.

MATTHEWS, L. H. (1929): *The Birds of South Georgia*. Discovery Reports *1:* 561–592.

MAYAUD, N. (1950): *Biologie de la Reproduction*. Traité de Zoologie, tome XV, Oiseaux: 539–653. Paris.

MURPHY, R. C. (1936): *Oceanic Birds of South America*. 2 vols. New York.

NEWTON, A. (1864): *Ootheca Wolleyana*, vol. 1, pt. 1. London.

PALUDAN, K. (1951): *Contributions to the Breeding Biology of Larus argentatus and Larus fuscus*. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Forening *114* : 1–128.

PRÉVOST, J. (1953): *Formation des couples, ponte et incubation chez le manchot empereur*. Alauda *21:* 141–156.

RICHDALE, L. E. (1939): *A Royal Albatross Nesting on the Otago Peninsula, New Zealand*. Emu *38:* 467–488.

(1952): *Post-egg Period in Albatrosses*. Dunedin, N. Z.

ROWAN, M. K. (1952): *The Greater Shearwater Puffinus gravis at its Breeding Grounds*. Ibis *94:* 97–121.

STONEHOUSE, B. (1953): *The Emperor Penguin Aptenodytes forsteri* Gray. I. *Breeding Behaviour and Development*. Falkland Islands Dependencies Survey Sci. Rep. No. 6: 1–33.

WITHERBY *et al.* (1940): *The Handbook of British Birds*, vol. 4. London.

A Method for Describing Avian Habitats

John T. Emlen
University of Wisconsin, Madison, U.S.A.

With the new interest in ecological segregation and niche specifity, an objective method for describing and measuring avian habitats is urgently needed. A system which has proved useful in comparative studies of habitats in North America and Africa devides the vegetation into four strata and analyses each stratum in terms of foliage type, foliage density, plant height, stand density and stand dispersion. The ground substrate is described in terms of slope, texture and moisture. The type and distance of neighbouring habitats and features are also recorded. Data are expressed in simple symbols and organized so that they may be coded and stamped on punch cards for machine sorting and analysis.

The paper will be published in the journal *Ecology*.

IX.

LIFE HISTORY AND BEHAVIOUR

LEBENSWEISE UND VERHALTEN

MODE DE VIE ET COMPORTEMENT

See also:

Über das Verhalten eines am grauen Star (Katarakta congenita) blindgeborenen Waldkauzes (*Strix aluco*)

Ernst Aellen
Basel

Im Sommer 1952 erhielt ich einen jungen Waldkauz in verwahrlostem Zustande. Anlässlich seiner Untersuchung stellte ich fest, dass der Vogel blind ist. Die Linsen beider Augen weisen eine gleichmässig starke, bläulichweissliche Trübung auf. Auf ihrem Kulminationspunkte befinden sich weisse Flecken, die auch von blossem Auge sichtbar sind.

Um von fachmännischer Seite eine Bestätigung meiner Diagnose zu erhalten, führte ich Benno, wie ich den Vogel nannte, Herrn Dr. Barth, dem damaligen Leiter der ophthalmologischen Poliklinik der Universität Basel, vor, wo neben menschlichen Patienten auch Tiere behandelt werden. Später wurde Benno durch den Augenarzt des Basler Zoologischen Gartens, Herrn Dr. Brückner, untersucht. Beide Fachärzte bestätigten meine Diagnose und stellten fest, dass die Pupillen auf starke Lichtquellen sofort und deutlich reagieren. Benno kann somit Licht und Dunkel, aber keine Einzelheiten unterscheiden.

Die genannten Ärzte bestätigten ferner meine Vermutung, dass die Blindheit angeboren ist und dass es sich um den grauen Star (Katarakta congenita) handelt. Über die Ursache dieser angeborenen Blindheit befragt, gaben sie folgende Erklärung: Es ist bekannt, dass angeborener grauer Star beim Menschen entsteht, wenn die Mutter während des 3.–4. Monats der Schwangerschaft eine Infektionskrankheit (zum Beispiel Röteln) durchmacht. Beide Ärzte hielten meine Vermutung für berechtigt, dass die Mutter Bennos in der Zeit, da das Ei, aus dem Benno schlüpfte, in Bildung begriffen war, eine Infektionskrankheit mitmachte, welche die Anlage des Gesichtssinnes im Keime schädigte.

Das Hauptsinnesorgan unserer Eulen ist ohne Zweifel das Gehör. Wer schon mit Eulen zusammengelebt hat, weiss, dass die Lokalisierung von Geräuschen zuerst durch das Gehör erfolgt. Es erscheint deshalb durchaus nicht als etwas Aussergewöhnliches, wenn bei einer blinden Eule der Gehörssinn eine den Wegfall des Gesichtssinnes bis zu einem hohen Grade kompensierende Steigerung erfährt. Das Besondere an dem vorliegenden Falle besteht vielmehr in der äusserst seltenen, ja einmaligen Gelegenheit, das Verhalten eines solchen Blindgeborenen kennenzulernen. Um darzulegen, welche Steigerung der Gehörssinn des blinden Benno erfahren hat, führe ich folgende Fälle an:

Wenn ich bei meiner häufigen Kontaktnahme mit Benno den Zeigefinger vor seinem Schnabel krümme, ohne bei dieser Bewegung die benachbarten Finger zu streifen und ohne mit dem Schnabel und den Tastfedern des Kopfgefieders in Berührung zu kommen, so greift Benno sofort mit dem Schnabel nach meinem Finger. Er sieht dabei den Finger nicht, wohl aber hört er das Geräusch der Gelenke und der sich bewegenden Sehnen und Muskeln. Wenn ich zur Kontaktnahme Benno die Hand nähere, so greift er ebenfalls sofort mit dem Schnabel nach meinen Fingern. Er hört das Geräusch der aneinander sich ripsenden Finger sowie das Ripsen des Ärmels am Unterarm. Wenn er

diese Geräusche hört, weiss er, dass ich Kontakt mit ihm suche. Er greift auch dann noch mit dem Schnabel nach meiner Hand, wenn ich sie bereits wieder zurückziehe.

Wenn Benno in Kopfhöhe vor mir auf meiner Hand sitzt, und ich dabei absichtlich den Mund weit offen halte, wendet Benno seine ganze Aufmerksamkeit meinem geöffneten Munde zu und verhört gespannt und unverwandt das Atmungsgeräusch meiner Lunge.

Fahre ich mit dem Griff eines Bergstockes, den ich am untern Ende in der Hand halte, vor dem Gesicht Bennos vorbei oder halte ich ihn vor ihn hin, so greift er mit dem Schnabel nach ihm. Benno kann den Stock nicht sehen, wohl aber hört er das deutlich auf den Stock übertragene und bis an das Griffende weitergeleitete Geräusch, das bei der Umklammerung des Stockes mit meiner Hand entsteht.

Wenn nun Benno die Fähigkeit besitzt, solch feine Geräusche zu hören und zu lokalisieren, so ist er auch imstande, den Entstehungsort gröberer und stets wiederholter Geräusche festzustellen, die Distanz zu ihm abzuschätzen und zu durchfliegen. Entscheidend für die Anwendung dieser erworbenen Fähigkeiten war die gemeinsame Unterbringung Bennos mit andern Vogelarten in einem zweiten Badezimmer unserer Wohnung. Zur Zeit leben mit ihm zusammen ein Wanderfalke (*Falco peregrinus*), zwei Turmfalken (*Falco tinnunculus*), eine Wiesenweihe (*Circus pygargus*), ein Wespenbussard (*Pernis*) und ein Zwergreiher (*Ixobrychus*), die entweder verwaist, verletzt oder krank in meinen Besitz gelangt sind.

Versuche haben gezeigt, dass Benno im Lokalisieren und Erreichen von Flugzielen in einem Raum keine Fortschritte macht, in dem die Gelegenheit fehlt, die Lage von irgendwelchen erhöhten Aufenthaltsstellen durch Lokalisierung auf Grund von Geräuschen kennenzulernen. So bewegt er sich im Korridor der Wohnung ausschliesslich auf dem Boden, im Esszimmer fliegt er zudem noch auf die Couch, auf der er uns absitzen hört. Er hat in diesem Zimmer noch nie den Versuch unternommen, eine höher gelegene Aufenthaltsstelle, wie zum Beispiel den Bücherschrank oder das Klavier, zu erreichen, weil er sie akustisch festzustellen nie Gelegenheit hatte. Ganz anders ist sein Verhalten im Badezimmer. Hier bewegen sich die genannten Raubvogelarten auf drei Sitzstangen, einem Stuhl, dem Deckel des hohen Zwergreiherkäfigs, dem Besenkasten, der mit Kartontafeln zugedeckten Badewanne, den Trittbrettern eines Steges und der aus einer Kiste hergerichteten Plattform. Sie fliegen diese Sitzgelegenheiten mehr oder weniger geräuschvoll an und trippeln auf ihnen herum. Die dabei entstehenden Geräusche und das beständige Ripsen und Rauschen des Gefieders der sich bewegenden Zimmergenossen verraten Benno die Lage dieser Flugziele.

So kam er nach und nach von dem Boden, auf dem er sich anfänglich ausschliesslich bewegte, weg. Heute ist er so weit, dass er nach kürzerer oder längerer akustischer Orientierung, die sich sowohl auf die Lage des Flugzieles als auch auf ihren Besetzungszustand erstreckt, jeden Punkt des Zimmers mit absoluter Sicherheit und erstaunlicher Exaktheit zu erreichen versteht. So fliegt er von seinem beliebten Schlafplatz unter dem Lavoir in gerader Linie auf den hohen Zwergrohrdommelkäfig. Befindet er sich in der dem Lavoir entgegengesetzten Ecke des Zimmers und will er auf den genannten Käfig fliegen, so läuft er entweder zwischen den Stuhlbeinen durch an den Platz unter dem Lavoir und fliegt von dort aus in gerader Linie auf den Käfig oder er vollbringt die

erstaunliche Leistung, von einem Stein aus, der sich neben dem Stuhl auf dem Boden befindet, den Käfig in einer schön aufsteigenden Kurve zu erreichen, die in ihrer Endstrecke in entgegengesetzter Richtung zur Anfangsstrecke verläuft. Solche Leistungen lassen darauf schliessen, dass er sich die Topographie des Zimmers vorstellen kann.

Nach versuchsweise durchgeführten Verwirrungen findet er sich sofort wieder zurecht, sofern ihm irgendein Geräusch die Orientierung erleichtert. Wenn ich Benno auf die Hand nehme und mich mit ihm mitten im Zimmer aufstelle und mich dreimal rechtsherum und dreimal wieder zurückdrehe, so weiss er nach kurzer Orientierung sofort, wo er sich befindet, und fliegt mit Sicherheit jede Sitzgelegenheit im Zimmer an.

Sehr deutlich ist sein Bestreben, vor einem Zielfluge festzustellen, ob die anzufliegende Stelle nicht bereits durch einen Zimmergenossen besetzt ist. Ist er seiner Sache nicht ganz sicher, so sondiert er vor dem Abfluge lange und trippelt unentschlossen hin und her. Er zeigt deutlich Hemmungen, den Flug auszuführen. Hat er festgestellt, dass die Anflugstelle besetzt ist, so unterbleibt der Flug. Verhält sich der Zimmergenosse völlig bewegungs- und geräuschlos, was zum Beispiel bei der Wiesenweihe öfters der Fall ist, so wird der Anflug ausgeführt, wobei es zum Zusammenstoss kommt. Stellt Benno erst im allerletzten Moment vor dem Erreichen des Flugzieles die Anwesenheit eines Zimmergenossen an dieser Stelle fest, so *rüttelt* er einige Sekunden lang vor dieser Anflugstelle in der Luft. Der sich dadurch bedroht fühlende Zimmergenosse räumt dann meistens sofort den Platz, wodurch er für Benno frei wird. Ist dies nicht der Fall, so setzt sich Benno neben ihn oder er verliert die Orientierung, fliegt ins Leere, stösst gegen eine Wand und fällt zu Boden.

Es gelingt mir nur ganz selten, mich so geräuschlos zu verhalten, dass Benno meinen Standort nicht festellen kann. Befinde ich mich in seiner Flugbahn, so fliegt er mich an oder streift mich mit seinen Flügeln.

Mit derselben Sicherheit, mit der er höher gelegene Flugziele erreicht, gelingt es ihm, direkt oder in Teilstrecken zu Boden zu gelangen. So fliegt er ohne Zwischenhalte von der Stuhllehne auf den Stuhlsitz und von hier auf den Boden.

Die Tatsache, dass Benno visuell keine Einzelheiten erkennen kann, wird besonders durch sein Verhalten bei Veränderungen im Zimmer erhärtet. Auf dem Zwergreiherkäfig stand während Monaten ein Steinkauzkäfig. Benno flog mit Sicherheit die Kanten dieses Käfigs an. Als der Steinkauzkäfig entfernt werden musste, flog Benno noch tagelang an die Stelle, wo sich dessen Anflugkante befunden hatte. Es dauerte Tage, bis er auf Grund der Geräusche der auf dem Zwergreiherkäfig herumtrippelnden Zimmergenossen den tiefer gelegenen Deckel dieses Käfigs lokalisieren gelernt hatte. Als ich versuchsweise den Steinkauzkäfig wieder auf den Zwergreiherkäfig hinaufstellte, benötigte Benno wieder Tage, um die Veränderung akustisch zu erfassen. Anfänglich flog er stets die Stelle an, wo sich die nun verstellte Kante des Zwergreiherkäfigs befunden hatte, bis er aus den Anflug- und Gehgeräuschen der Zimmergenossen lernte, dass sich die Anflugstelle nun wieder am Steinkauzkäfig befand.

Dass Benno den mitten im Badezimmer isoliert stehenden Stuhl nur selten anfliegt, ist wohl dem Umstande zuzuschreiben, dass der Standort dieses Stuhles von Tag zu Tag Veränderungen erfährt, was seine akustische Lokalisierung begreiflicherweise erschwert.

Benno erfährt bei der Bewegung in seinem Aufenthaltsraume auch durch den stark

gesteigerten Tastsinn seines Schnabels und seiner Füsse eine wertvolle Unterstützung. Nähert er sich dem Rande einer Plattform, so greift er vorsichtig mit dem einen Fuss vor sich hin und über die Kante hinunter, um festzustellen, wo die Plattform aufhört. Ein besonders schönes Beispiel für den Ersatz des fehlenden Gesichtssinnes durch den verfeinerten Tastsinn seiner Füsse ist folgende Beobachtung: Benno war auf eine der dicken Sitzstangen geflogen, und zwar an die Stelle, wo sie sich mit einer zweiten Sitzstange in einem spitzen Winkel kreuzt. Schwanz und Flügelspitzen kamen in diesen engen Winkel zu stehen. Benno war nun nicht imstande, den durch den spitzen Winkel eingeengten rechten Flügel ordnungsgemäss an den Körper zu legen. Nach ergebnislosen Versuchen griff er, um die Ursache des Hinternisses festzustellen, mit dem linken Fuss vor dem rechten Standfuss durch, erreichte dabei mit den Krallenspitzen die hindernde Stange, tastete sie mit den Krallenspitzen einige Male ab, zog seinen linken Fuss wieder zurück, rutschte hierauf sofort etwa zwei Handbreiten von der hindernden Stange weg, legte die Flügel an und setzte sich schlafen.

Über das Verhalten Bennos seinen Zimmergenossen gegenüber kann ich mich kurz fassen. Anfänglich war Benno wehrlos. Ein Turmfalke und eine junge Krähe griffen ihn an und plagten ihn, wo sie konnten. Um sich diesen unangenehmen Zimmergenossen zu entziehen, verzog sich Benno hinter die Badewanne und war nur schwer aus diesem Versteck hervorzulocken. Nachdem ich die Krähe entfernt hatte, lernte es Benno nach fünf Monaten, jeden ihm sich nähernden Zimmergenossen sofort und heftig anzugreifen. Die heute mit ihm zusammenlebenden Raubvögel lassen ihn meistens in Ruhe und gehen ihm aus dem Wege. So hat er sich daran gewöhnt, sie bei ihrer Annäherung nicht mehr anzugreifen.

Nur stichwortweise kann ich anführen, dass Benno wie ein sehender Waldkauz die eigentümlichen rotierenden Kopfbewegungen ausführt, den symbolischen Mäusefang betreibt, durch Treten an Ort auf den unter die Zehensohlen zurückgebogenen Krallen diese reinigt und schärft, mich mit Schnabelknappen begrüsst und seinen Wunsch nach Futter mit dem arteigenen Stimmfühlungslaut zum Ausdruck bringt. Als Männchen lässt er den bekannten weichen Triller und den lauten Balzruf hören. Durch seine Blindheit ist der Rhythmus der Ruhe- und Aktivitätsperioden weitgehend gestört.

Diagrammatic Expression of the Seasonal Intensity of Bird Song

John M. Cunningham
Masterton, New Zealand

Introduction

In March 1942 the writer commenced keeping a daily record of the singing of birds which could be heard from his home in Masterton, New Zealand. Records were also kept of the presence of those birds which were known to fluctuate in numbers or which were subject to a noticeable dispersal or migration. The study area was a shrubbed suburban garden partly surrounded by open pasture: the town itself is in a large plain consisting mainly of pasture land. It was thus common to record birds flying overhead, or even settling, which were not normally resident in the study area. The study continued with only short breaks for ten complete years. Some meteorological records were also kept, but these were discontinued when no direct correlation was observed. However, over the whole period record was also kept of the dates of flowering, and of leaving and fall of leaves, of trees and shrubs. It is hoped to include analyses of these data with the song periodicity charts in the final summary, and also reference to the considerable number of nest records available from the study area.

It is the method of interpretation of the song records which is the subject of this paper.

Method of recording

A wall chart of quarter-inch squared paper was used, a page for each month. A line was used for each type of record for each species, and the page was divided vertically into 31 columns, one for each day of the month. An attempt was made to record the approximate intensity of song of each species, and three standards were chosen. A red cross was used in the appropriate square of species and day of month, to represent an "occasional" record during that day. A blue cross denoted "regular" records during the day, and intermediate records, styled "irregular" were shown by a blue and red cross. Figure 1 is of a sample month copied from the original chart. To allow for suitable reproduction, the symbols shown in the legend have been used, i. e. a circle for occasional, a black circle for regular, and a half-black circle for irregular. The same symbols were used for both song and presence, but in this paper only song will be considered. Recordings were made at the end of each day. The observation periods were rather irregular, before 9 a. m., between 12 and 1 p. m., and after 5 p. m., and usually most of the day on Saturdays and Sundays. Observations were carried out during the writer's normal daily activities, which always included walks around the garden within the times stated.

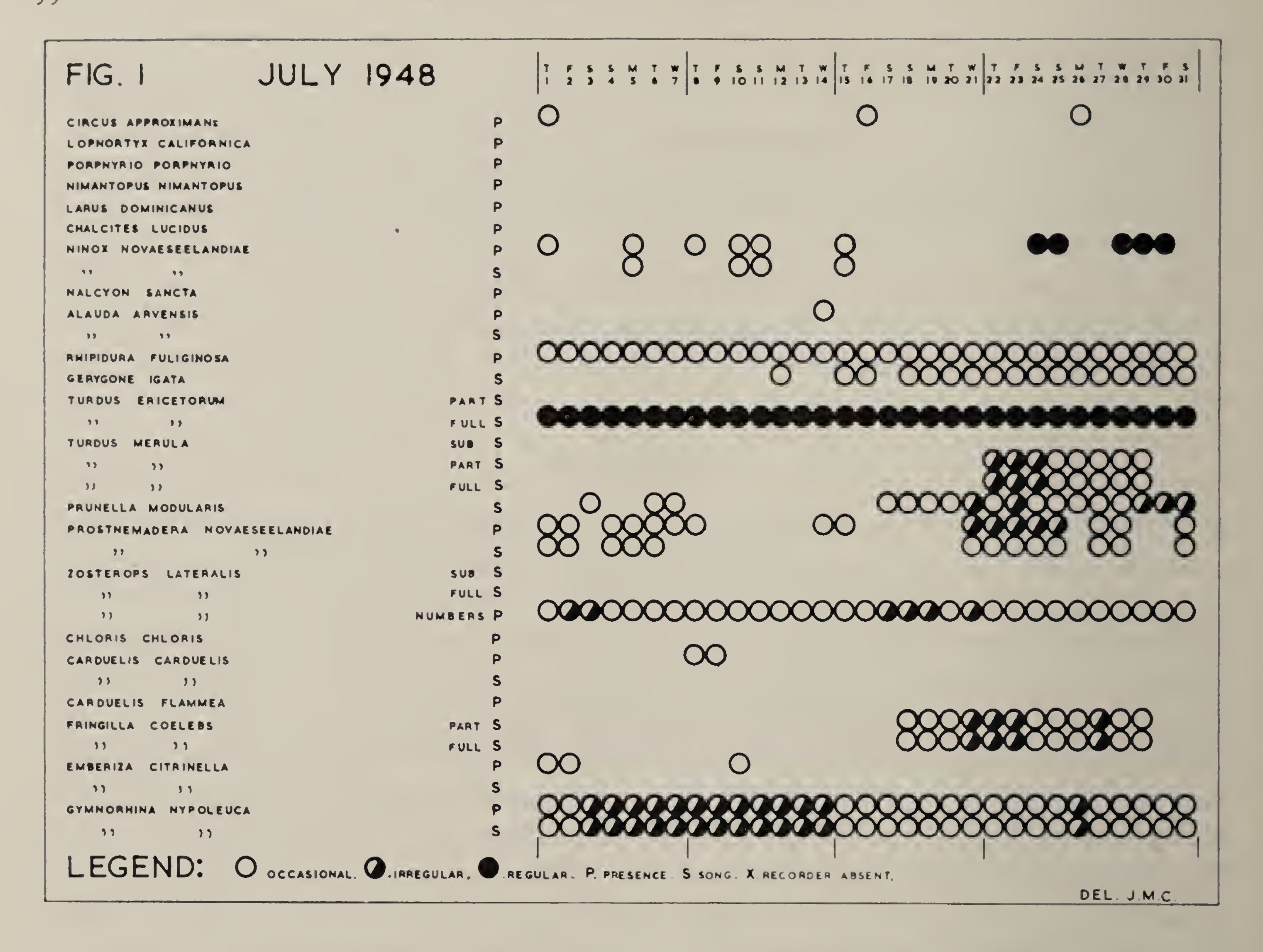


Figure 1.–A sample daily chart for one month. (All diagrams by author.)

The standards, occasional, irregular and regular were necessarily somewhat arbitrary, and other observers would undoubtedly interpret intensity of song rather differently. Nevertheless, occasional meant exactly that, just one or two odd songs during the day. Irregular represented reasonably frequent songs heard, perhaps up to a dozen a day in the case of a common species, fewer in the case of an uncommon species, and regular meant that song was almost continuous, at least during part of the day, and especially in the early morning and the evening. The records do not represent the song of one bird of a species, but rather that of all birds of the species inhabiting the study area. Therefore, regular song could mean either regular song of one bird, the others being silent; or irregular song of many birds. In either case the overall intensity of song of that particular species could be said to be high and it is therefore treated as regular.

Methods of Summary

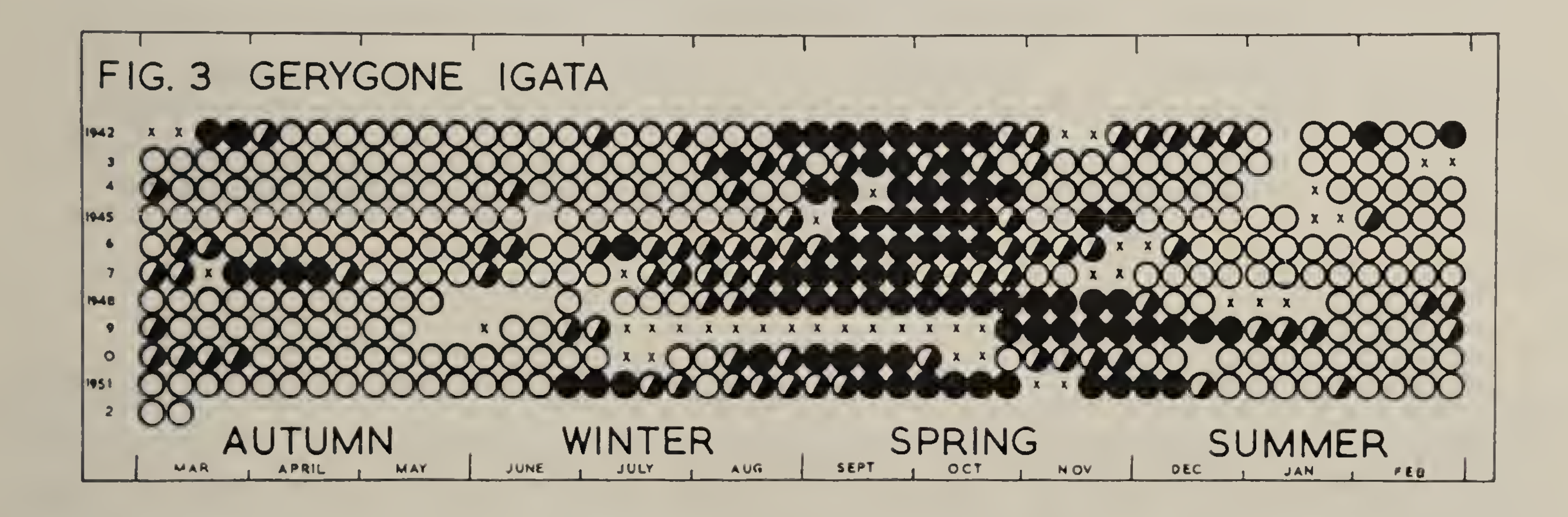
For convenience, the month was divided into four periods, the first three of seven days each, and the fourth varying from seven to ten days according to the month. There is no evidence that this uneven division has made any material error in the interpretation of

the records, and it made for ease of summary. Summaries are thus on a "weekly" basis, 48 for each year of the ten years. It was difficult to reach a decision on how to convert the daily records into weekly summaries, but after much consideration, the following basis



Figure 2.–Method of weekly summary of the daily records.

was chosen (Figure 2). Essentially, a regular week was assumed to consist of four or more regular days: an irregular week to consist of three or more irregular days: and an occasional week to consist of one or more occasional days. Under this method, it was easy to make weekly summaries of the daily records, and ten years of weekly summaries for *Gerygone igata* are shown in Figure 3. (The year is shown as commencing in March: this may be taken as the beginning of autumn, when practically all breeding is over and the



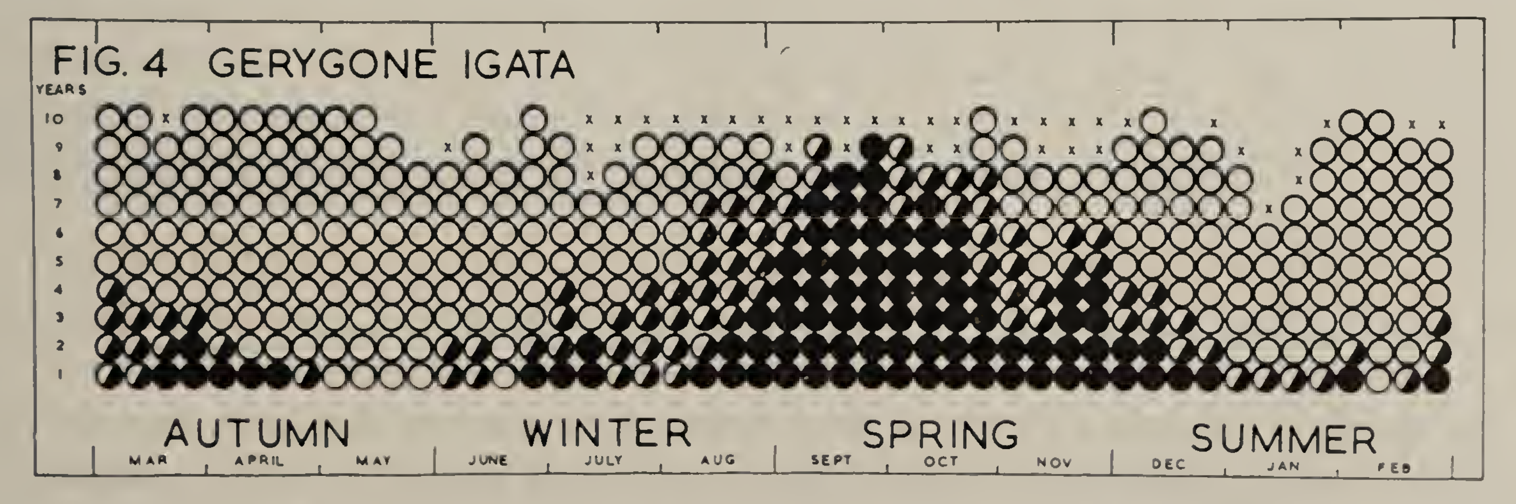


Figure 3.–Ten years of weekly summaries for *Gerygone igata*.
Figure 4.–The same data as in Figure 3 arranged in histogram form.

level of bird song is at its lowest in New Zealand.) From this, it is obvious that the intensity of song is greatest in spring, and the periodicity of song in each of the ten years is clear, but it is difficult to assess the average date of the peak or peaks. Figure 4 was therefore drawn up: this consists of the same data with all like symbols for corresponding weeks of the ten years collected together. Figure 4 is, in fact, a histogram and shows the average seasonal intensity (and periodicity) rather clearly.

As ALEXANDER (1935) says, the actual value of song is "practically impossible to indicate". Nevertheless, it was felt that the daily data under consideration here, divided

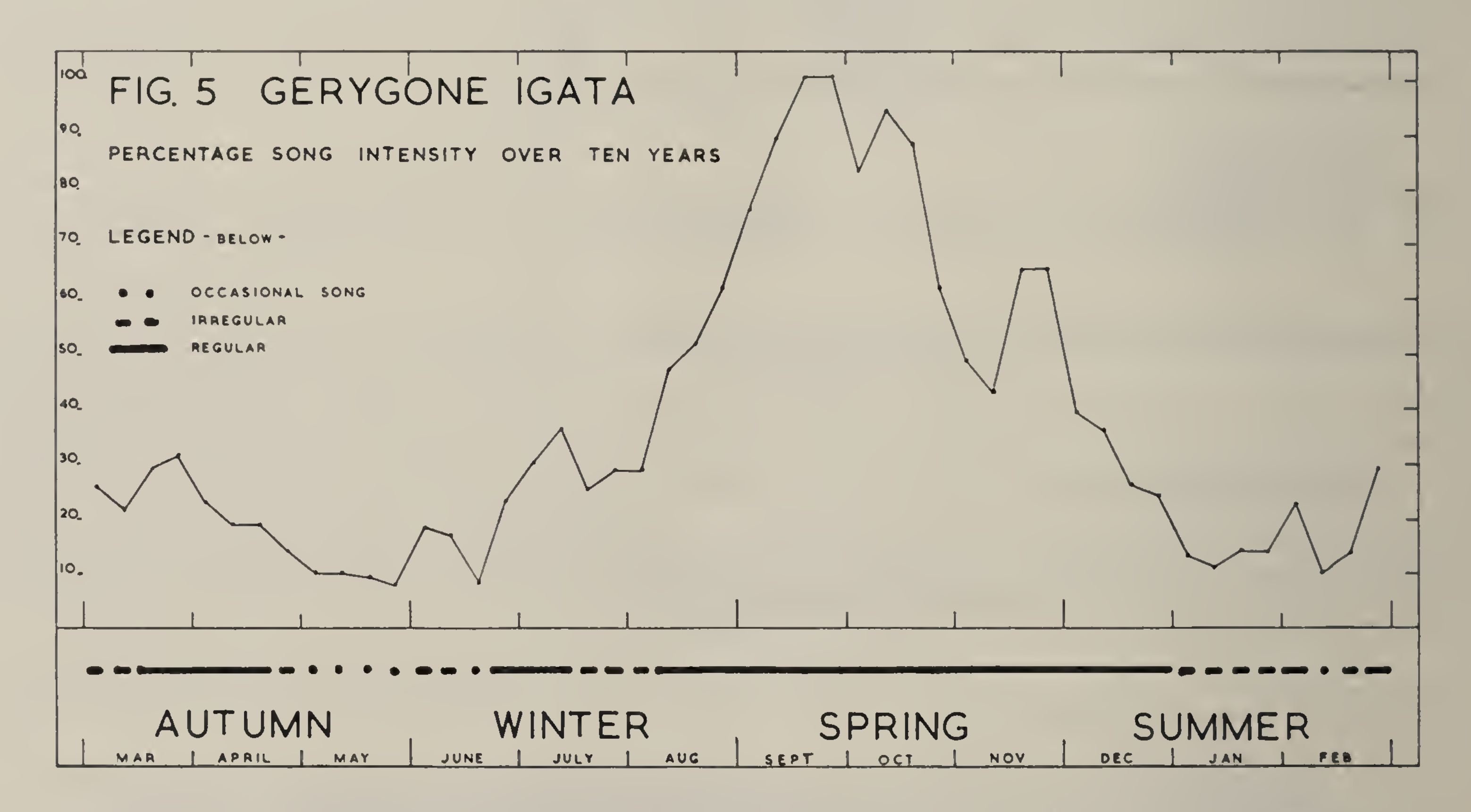


Figure 5.–The finished graph: percentage song intensity over 10 years for *Gerygone igata* together with periodicity line (after ALEXANDER).

as it was, somewhat arbitrarily but uniformly, into three categories of intensity, provided some basis for an overall assessment. Therefore to produce Figure 5, regular song was assessed at an intensity of 10, irregular at 5, and occasional at 1. Corresponding weeks of the ten years were added (a proportion being added to allow for weeks when the observer was absent), the maximum thus being 100, i.e. in any corresponding week, ten years of regular song would give 100, or of occasional song, 10. It must be made quite clear that these values are arbitrary and a figure of 100 does not mean literally that the factual volume of song is 10 times as great as a figure of 10.

Discussion and Other Methods

An important criticism of the graph is that its apparent precision is greater than the accuracy of the original data justifies. There is obviously a certain amount of bias introduced by the irregularity of the hours of observation but nevertheless, a very good idea of how much each species is singing, can be obtained within the times stated. It is the

occasional rather than the regular record which is liable to be missed through the observer being absent during much of the day. As, however, in the chart an occasional song is given only one tenth the value of regular song, the missing of a few occasional records over ten years of daily recording, would make little difference to the intensity charts, though the song period may be shown as shorter than it really is. When the daily recordings were made, reference was rarely made to the charts of previous years, and these therefore did not influence the observer in making the recording. It is found that the charts for some species show great similarity over the ten years, and this is taken to some

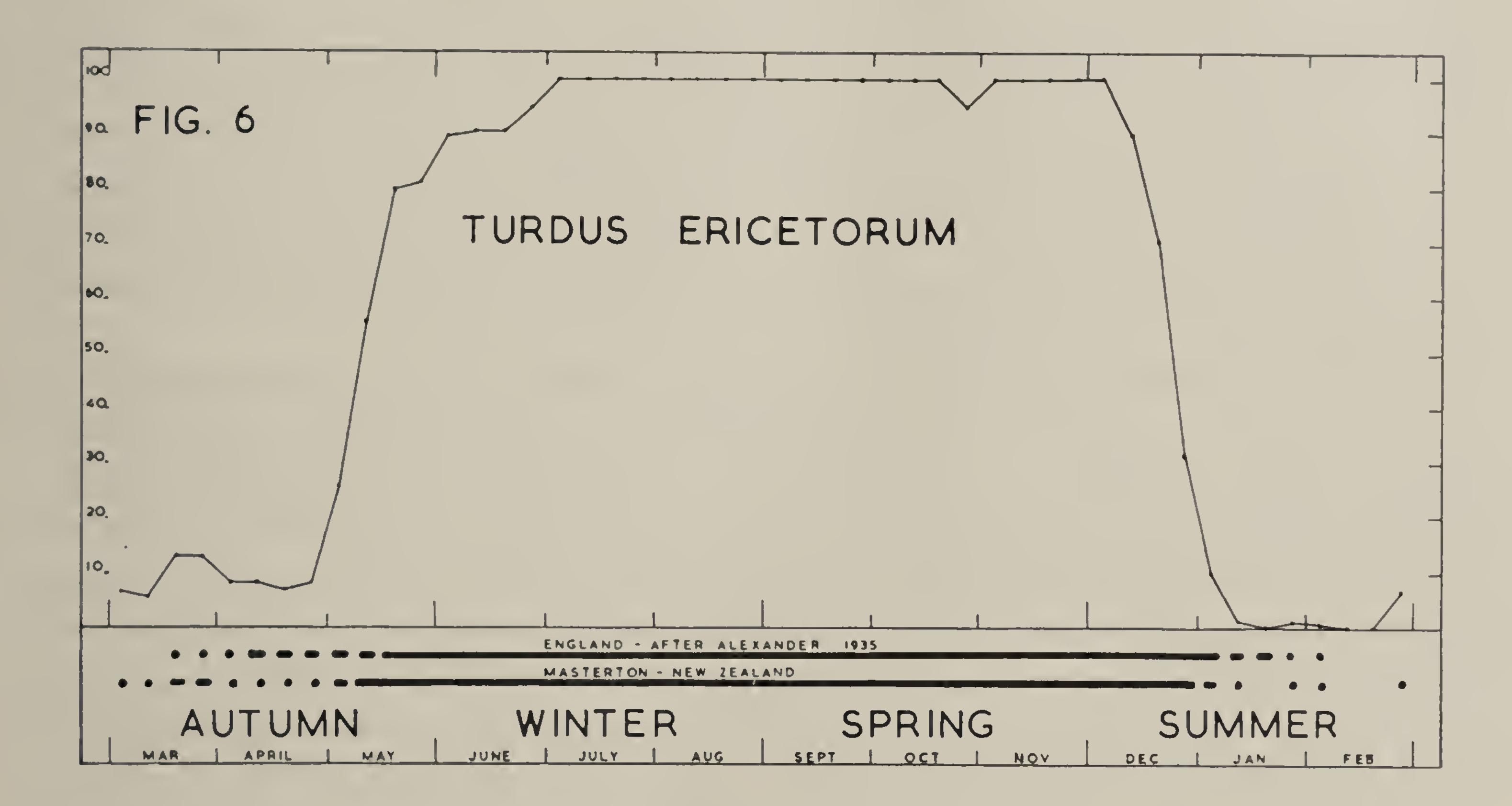


Figure 6.–A similar graph to Figure 5 for *Turdus ericetorum.*

extent as a measure of the uniformity of the recording in successive years. Greater accuracy of summary could perhaps have been obtained had corresponding days (instead of weeks) for each of the ten years been added and made into a graph which could then have been smoothed. But song varies so much daily, depending on weather and other factors that it was thought better to smooth the graph at the beginning, by making weekly summaries, and over ten years there is some prospect that inaccuracies are averaged out. A trial graph was drawn using the values of 4, 2 and 1 for regular, irregular and occasional, but of course the form of the graph remained the same, though it was not so steep, and it is thought that the 10, 5, 1 basis is easier to interpret. Another graph was drawn, by averaging weekly into fortnightly summaries. This seemed to give no advantage, and had the effect of obscuring the small dip in the graph in early October (Figure 5). As this paper is concerned with methods rather than the interpretation of the finished graphs, this dip will not be commented on beyond stating that it is probably a reflection of the lessening of song which is known to occur during the laying period of the breeding cycle in this species. Nesting records will have to be studied before this can be demonstrated,

but in any case, it is probably not by chance that this dip in the graph occurs, and it would therefore be unwise to smooth it out. The graph also hides the fact, evident in Figures 3 and 4, that in summer, in five of the ten years, there was a complete week in which no song at all was recorded. This could no doubt be correlated with the moult and probable consequent lack of song of the species, which may have coincided in all the birds in the study area (about seven pairs) in these five years.

Obviously the most accurate method would be to record the number of songs from an individual bird in a fixed time, such as the first hour after sunrise, or some such period say once a week for a year or more. Histograms have been produced showing output of song during each hour of the day, but it is obviously difficult for either of these methods to be continued for long because of the time to be devoted to the study. In any case in a comparative study of seasonal intensity of song of a species, it is probably best to consider the song of the species as a whole rather than that of a single bird which may not be typical. And to count the actual number of songs heard in a given time from all birds in the study area would require the number of birds to be known on each occasion, for any true comparison to be made.

Another method which is used to record song is that of ALEXANDER (1935) but this is rather to record song periods than seasonal intensity. The methods of summary are not quite the same: i.e. his lines for regular song apparently represent the fact that it was normal to hear some song in each or most of the years of his observations, in the period covered by the lines, and the lines are therefore not a measure of the actual volume or intensity of song. Nevertheless, the results are similar enough to bear comparison, and the extent of the song periods for *Gerygone igata* as shown in Figure 4 has been converted into similar symbols to his in Figure 5 (see also Figure 6). The symbols are dots for occasional, dashes for irregular, and a continuous line for regular song.

Records for the Song Thrush *Turdus ericetorum* were analysed similarly (Figure 6), to show what a different pattern is shown with this species (variation of individuals in this much more common species would be somewhat obscured as one bird not singing would make little difference to the overall volume of song. Therefore the small dip in late October is likely to be of some significance). The song period line is also shown for this species, in order for comparison to be made with ALEXANDER's chart which is incorporated (his data being altered by exactly six months for this purpose).

Conclusion

To conclude, it is suggested that a good estimation of the intensity of song from all birds of a species in a single area can be made during one's normal daily activities. With inaccuracies largely averaged out by weekly summarising, it is believed that the method outlined above does represent the average seasonal intensity of song fairly clearly. The song period is best shown following ALEXANDER, and the two together give an almost complete picture of periodicity and intensity.

REFERENCE

ALEXANDER, H. G. (1935): *A Chart of Bird Song.* Brit. Birds *29:* 190–198.

Über Herbst- und Wintergesang italienischer Vögel

HEINRICH DATHE

Leipzig

Immer wieder wird das Interesse mitteleuropäischer Ornithologen auf die Frage gelenkt, ob und in welcher Weise die Brutvögel ihrer Heimat in den Winterquartieren singen. Zuletzt hat wohl VERHEYEN[1] über seine Beobachtungen in Belgisch-Kongo berichtet. Während der Zeit meiner Kriegsgefangenschaft im italienischen Raum in den Jahren 1945–1947 konnte ich einige Beobachtungen, die hierher gehören, zusammentragen. Das Hauptbeobachtungsgebiet lag in Norditalien um Rimini. Weitere Feststellungen, die sich über mehrere Wochen erstreckten, konnte ich dann um Rom, Neapel, Venedig und Udine anstellen. Vogelkundige Kameraden[2] jener Tage ergänzten mein Material aus anderen Teilgebieten der Apenninenhalbinsel.

Dass es sich zumindest grossenteils um Überwinterer und nicht ansässige Vögel gehandelt hat, dürfte daraus hervorgehen, dass bei Heranrücken der Frühlingszugzeit die Tiere verschwanden. Im Anschluss seien dann noch einige italienische Standvögel genannt, bei denen auch Herbst- und Wintergesang festgestellt werden konnte. Berücksichtigt wurde im folgenden die Zeitspanne vom 1. November bis 15. Februar, in der in Mitteldeutschland der Gesang weitaus der meisten Vögel verstummt ist. Weiterhin wurde Herbst- und Wintergesang solcher Arten nicht erwähnt, der über das auch in unseren Breiten bekannte Mass nicht hinausgeht.

Das meiste Material liegt mir von der Feldlerche (*Alauda arvensis*) vor. Der Gesang ertönt zunächst bis gegen Ende Juli noch regelmässig, wenngleich er um diese Zeit schon spärlicher geworden ist. Die im Juni einsetzende Mauser fordert ihr Recht. Während nun bei uns dann normalerweise keine Lerche mehr singt, setzt bereits anfangs August in Italien der Lerchengesang wieder ein. Wenngleich er nicht die Stetigkeit wie im Frühling hat, wo ja *Alauda* bei jedem Wetter trillert, so singen doch in der Folge täglich Lerchen. Die Frequenz des Gesanges scheint wenig vom Wetter abzuhängen, denn wir konnten sie fast bei jeder Wetterlage im Herbst und Winter verhören, sondern vielmehr von der Stückzahl der gerade zur Überwinterung oder zur Rast am betreffenden Orte anwesenden Lerchen. Natürlich waren die Vögel besonders lebhaft bei schönem, sonnigem Wetter. Nur ausgesprochene Schlechtwetterperioden mit Nässe und Kältegraden liessen die Vögel verschweigen, etwa vom 29. Dezember 1945 bis 28. Januar 1946 oder im Januar 1947. Die Intensität der vorgebrachten Lieder entsprach in

[1] VERHEYEN (1953): Le Gerfaut *43*, 52–63.

[2] Ich habe auch hier den Herren K. BRETSCHNEIDER, P. DRÜSSNER, H. GREINERT, H. J. MANN, B. PRASSE, Dr. K. REIMANN, W. RIBBE, H. RÖMER, H. SCHURIG, H. STRODTBECK und B. WEBER vielmals für ihre Unterstützung zu danken. Frl. M. OPITZ steuerte aus dem Stoff früherer Reisen dankenswerterweise bei.

vielen Fällen vollständig der von Frühlingsgesängen, so etwa am 8. und 28. Oktober, 2.–10. November, 21. Dezember 1945, 29. Januar, 1. Februar 1946 im Raume Rimini, 24.–29. September 1947 bei Mestre und 29. Dezember 1938 in der Campagna bei Rom (Opitz). Die Balzstimmung hatte gelegentlich die Feldlerche so ergriffen, dass sich einzelne Stücke sogar bekämpften (Revierkämpfe?), wie ich es beispielsweise am 4. November 1945 bei Cervia sah.

Dass auch die Haubenlerche (*Galerida cristata*) in Italien als Wintersänger festgestellt wurde, konnte erwartet werden, da sie ja auch in unseren Breiten an sonnigen Tagen ihren Gesang hören lässt. Allerdings lässt sie entsprechend dem günstigeren Klima sich in der schlechten Jahreszeit dort viel häufiger hören. Aber auch die Heidelerche (*Lullula arborea*) singt im Herbst und Winter, nur hört man sie entsprechend ihrer grösseren Seltenheit nicht so oft. Es liegen aus den Monaten Oktober, Januar und Februar aus den verschiedensten Landesteilen Angaben vor. Dass November und Dezember fehlen, dürfte auf zufälligen Beobachtungsausfall zu buchen sein.

Die zweite Art, bei der mir der Herbst- und Wintergesang im Gegensatz zur Heimat besonders auffiel, war die Bachstelze (*Motacilla alba*). Die Vögel hielten sich viel in unseren Lagern auf, wo sie geschützter als in der Umgebung waren. Es liegen Feststellungen aus dem November und Dezember vor, von Bozen bis zur Campagna um Rom. Beachtlich erscheint mir, dass wir diesen Vogel viel intensiver und auch öfter singen hörten als an heimischen Brutplätzen, wie man das eigentlich als selbstverständlich annimmt. Wir setzen dabei voraus, dass die in Italien überwinternden Populationen in ihren Sangesgewohnheiten den mitteldeutschen Bachstelzen entsprechen.

In Deutschland überwinternde Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) lassen an schönen Tagen im Herbst und Winter bekanntlich ihre Stimme erschallen. Dass im besseren Klima Italiens die Wintergäste noch mehr leisten, wird nicht wundernehmen. Da die Mauser die Rotkehlchen bis in den September in Anspruch nimmt, richtet sich die Wiederaufnahme der Sangestätigkeit danach. Das früheste mir vorliegende Datum ist der 11. Oktober 1946, an dem ich in Rom diese Vögel nicht selten hörte. Sie waren dann in den verschiedensten Landesteilen an sonnigen Tagen, auch wenn sie in Kälteperioden eingestreut lagen, zu vernehmen. Mehrere Beobachter bestätigen eigene Feststellungen, dass sie nicht ganz so feurig und laut sangen wie am Brutplatz. Das trifft allerdings keineswegs für alle Herbst- und Wintersänger zu. So vernahm ich zum Beispiel am 3. November 1945 vollen Gesang bei Cervia, der sich in nichts von den Liedern am Brutplatz unterschied.

Nach Schlegel[1] hört man sogar in Nordwestsachsen im September und Oktober hin und wieder den Schlag der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*). In Italien, wo viele überwintern, beginnt sie im letzten Septemberdrittel – nach Abschluss der Mauser – ebenfalls zu singen, wobei wiederum eine ungleich grössere Häufigkeit gegenüber mitteldeutschen Verhältnissen zu konstatieren ist. Der früheste notierte Termin ist der 20. September 1946, an dem bei Caserta ein stümpernder Vogel verhört wurde. Im Oktober mehren sich dann die Beobachtungen und reissen bis nach Weihnachten hin nicht ab. Dass Januar und Februar mir fehlen, dürfte ein Zufall sein.

[1] Schlegel (1925): *Die Vogelwelt des nordwestlichen Sachsenlandes*. Leipzig.

Von der Singdrossel (*Turdus ericetorum*) liegt nur eine Beobachtung von Wintergesang vor. M. Opitz stellte die Art am 29. Dezember 1938 im Park von Gandolfo singend fest. Zur gleichen Stunde sangen am selben Ort auch Amseln (*Turdus merula*). Als frühesten Termin eines leise studierenden Vogels dieser Spezies fand ich den 10. Oktober 1946 in Rom. Das dürfte im Hinblick auf die Mauserzeit der früheste zu erwartende Zeitpunkt sein.

Vom Fitis (*Phylloscopus trochilus*), der ja auch in unseren Breiten oft Herbstgesang hören lässt, habe ich eine Gesangsfeststellung vom 27. Dezember aus dem Park von Fusano.

Unter den Fringilliden wurde in den fraglichen Wochen am meisten der Girlitz (*Serinus canaria*) verhört, der von Anfang Oktober – vom Mauserschluss – bis zum Jahresende in vollem Gesang zu vernehmen war und der vor dem zeitig im Frühling einsetzenden Balzgesang nur bei besonders schlechter Witterung hernach verschwieg.

Ähnlich, wenn auch nicht ganz so intensiv, wurde Herbst- und Wintergesang von Bluthänfling (*Carduelis cannabina*) und Stieglitz (*Carduelis carduelis*) in allen Monaten der schlechten Jahreszeit registriert. Wenngleich man auch bei uns bei günstiger Witterung hin und wieder ein Lied dieser Arten hören kann (Schlegel, l. c.), so unterscheidet sich doch die Intensität und Frequenz ganz auffällig von mitteldeutschen Verhältnissen.

Merkwürdigerweise liegen jedoch von Grünling (*Chloris chloris*) und Buchfink (*Fringilla coelebs*), die doch bei uns so frühzeitig mit Gesang einsetzen, nur Feststellungen vom Oktober vor. Ich wage hier noch keine Deutung.

Von den italienischen Standvögeln fiel mir Herbst- und Wintergesang nicht nur bei Seidenrohrsänger (*Cettia cetti*) und Samtkopfgrasmücke (*Sylvia melanocephala*), sondern vor allem bei der Blaumerle (*Monticola solitarius*) auf, die schöne, volle Lieder bot. Vom September an – nach der Mauser – sind diese Vögel bis Ende Dezember zu hören, oft mit vollem Schlag, wie zur Paarungszeit, so zum Beispiel am 26. Dezember auf dem Paladin in Rom. Am 12. Oktober 1946 sang in Rom eine Blaumerle sogar im Fluge.

Zusammengefasst darf festgestellt werden, dass eine ganze Reihe von Singvögeln, soweit sie in Deutschland den Winter verbringen und die während dieser Zeit nicht singen oder doch nur sehr selten ihre Gesangsstimme hören lassen, es in Italien häufig und regelmässig tun, dass andere, die aus Deutschland abziehen, im Winterquartier des Mittelmeerraumes lebhaft singen. Sie verschweigen nur während der Mauser und – artlich bzw. individuell unterschiedlich – bei bestimmten, sehr schlechten Wetterlagen. Einige Arten, zum Beispiel die Bachstelze, singen nach meinen Beobachtungen im Winterquartier sogar mit grösserer Intensität und Frequenz als im mitteleuropäischen Brutgebiet. Diese Beobachtungen werfen auf die Rolle des Gesanges im Vogelleben ein ungewöhnliches Licht. Es würden sich anatomisch-histologische Untersuchungen der Gonaden italienischer Wintersänger meines Erachtens sehr empfehlen.

Neue Beiträge zur Soziologie der Silbermöwe, *Larus a. argentatus*

RUDOLF DROST

Vogelwarte Helgoland, Wilhelmshaven

In früheren Veröffentlichungen (DROST, 1951 und 1952) habe ich schon über soziologische Untersuchungen an Silbermöwen berichtet und auch mitgeteilt, eine wie ausserordentlich günstige Gelegenheit hierzu am Hauptsitz der Vogelwarte Helgoland in Wilhelmshaven, während des ganzen Jahres und sogar von meinem Schreibtisch im Institut aus, hierzu besteht. Inzwischen konnten weitere Feststellungen gemacht werden, die allgemeines Interesse beanspruchen können.

I. Untersuchungen über den *Zusammenhalt einer Silbermöwen-Population im Winterhalbjahr*, auch bei Frost und Schnee. – Zur Winterszeit hält sich ein erheblicher Teil unserer Population am Brutplatz – zugleich ein günstiger Standplatz – auf, vor allem bei Hochwasser, wenn das rund 1000 m entfernte Watt als Nahrungsgebiet überflutet ist.

TABELLE I

Zur Winterszeit am Brutplatz beobachtet

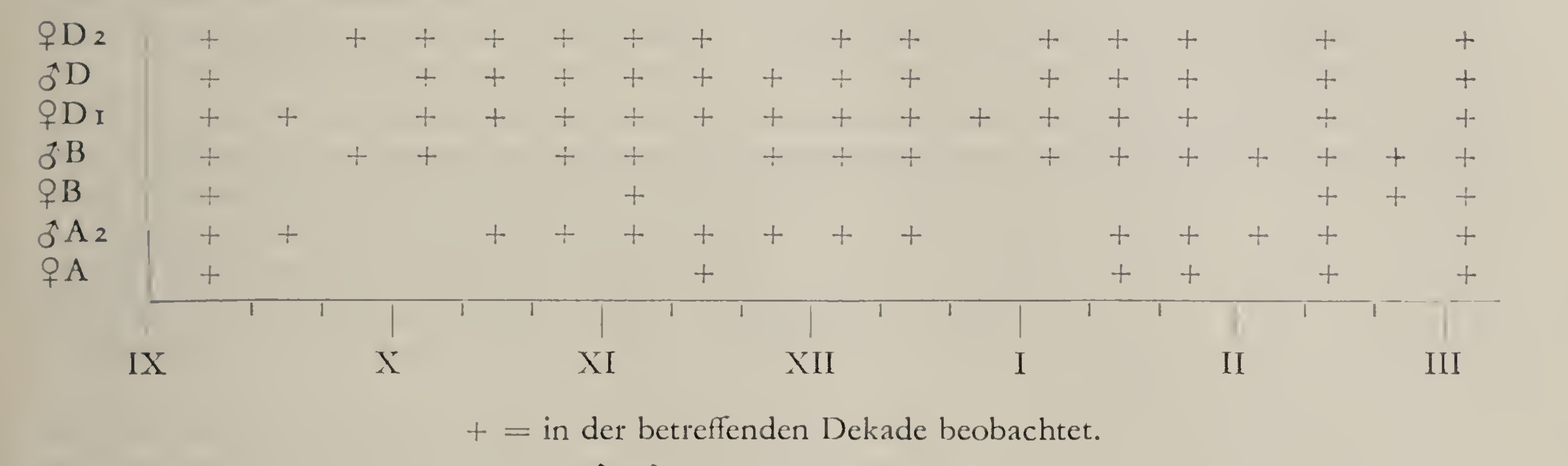
Im Sommer vorher:			Im folgenden Winter:		
Brutpaare	Individuen	Bekannt	Jahr	Bekannte	%
5	10	6	1950/51	4	66,7
8	16	13	1951/52	6	46,2
16	32	27	1952/53	16	59,3
30	60	45	1953/54	27	60,0

Die Anwesenheit sogar bei Frost und Schnee ist durch Photos belegt. Das Verhalten am winterlichen Brutplatz lässt ein Filmstreifen aus dem Februar 1954 erkennen, auf dem man Revierbehauptung und -verteidigung mit Drohhaltung sieht. Die einzelnen Altvögel und Partner zusammenhaltender Paare sind aber nicht täglich und nicht immer gleichzeitig da, wie nachstehende Tabelle zeigt. Die Partnerschaft ist unter anderem durch eine Aufnahme vom 14. Februar 1954 belegt, wo ♂A und ♀A bei Frost (Eis) ganz nahe nebeneinander sitzen.

Auch Junge im ersten Jahr und älter halten im Winter zusammen, zum Teil mit unbekannten Unreifen (ohne Ring), was auch daran zu erkennen ist, dass sie gleichzeitig am Brutplatz auftreten und wieder verschwinden. – Der Geselligkeitstrieb ist auch im Winter sehr stark, bei Alten und bei Unreifen.

TABELLE 2

Anwesenheit einzelner Silbermöwen am Brutplatz im Winter 1953/54



	IX			X			XI			XII			I			II			III
♀D 2	+		+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	+		+		+
♂D	+			+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+		+
♀D 1	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+
♂B	+		+	+		+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+
♀B	+						+										+	+	+
♂A 2	+	+			+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		+
♀A	+							+						+	+		+		+

\+ = in der betreffenden Dekade beobachtet.

II. Über das *Zusammenhalten der Silbermöwenfamilie* habe ich schon früher berichtet. Inzwischen konnten weitere beachtliche Feststellungen gemacht werden.

Das Junge des Jahres 1951 von Paar C bettelte noch im Februar 1952 seinen Vater an. Höchst erstaunlich war das Verhalten der Eltern D (♂D und ♀D 2) sowie dessen 1952 geborenen Junges 1952 oder vielmehr 1953. Die Mutter liess sich im Winterhalbjahr kaum blicken. Ich beobachtete sie nur am 8. September, 10. Oktober, 24. November und dann ab 19. Januar wieder. Der Vater war meist zusammen mit dem einzigen Jungen und fütterte es. Als dann im Februar/März ♂D und ♀D 2 wieder die meiste Zeit zusammen waren, war in der Regel auch das vorjährige Junge D 52 bei ihnen und bettelte nach wie vor heftig. So bettelte es am 27. Februar und am 3. März seine Mutter an, die es natürlich kannte, und zwar nicht an der Ringkombination wie wir (das wäre übrigens noch festzustellen, ob die Möwen – und überhaupt Vögel – selbst auch verschiedene Farbringkombinationen unterscheiden können). Die Mutter biss nun etwa nicht das Junge ab, sondern wich nur zurück. Dagegen fütterte der Vater nach wie vor weiter. Am 5. März wurde um 12.30 Uhr gefüttert, und um 15 Uhr sowie um 18 Uhr sah ich das Junge betteln. Diese Familienbeziehungen änderten sich nicht einmal, als die Brutzeit 1953 begann. Hierüber einige nähere Schilderungen auf Grund des Protokolls.

Am 12. Mai werde ich um 10 Uhr aufmerksam, als ich lautes Jungenbetteln, das Pfeifen, höre. Das Junge D 52 steht etwa 10 m vom ♂D entfernt. Auf das heftige Betteln kommt ♂D herbeigeflogen und -gelaufen, stellt sich neben das Junge und würgt bald darauf einen grossen Fisch aus. Während das Junge sich müht, diesen grossen Bissen herunterzuschlucken, kommen andere Altvögel in räuberischer Absicht herbei. Als ♂D dies bemerkt, fliegt es wieder herbei und vertreibt sie. Also: es füttert nicht nur, sondern «beschützt» auch sein vorjähriges Junges. Ausser dem Trieb zum Füttern ist auch der Trieb zum Beschützen vorhanden.

Eine Viertelstunde später bettelt D 52 schon wieder zum Vater hin. Dieser ruft mehrmals *hao*, worauf das Junge nahe herankommt und bettelt. Der Vater «antwortet» hierauf mit dreimaligem «Bettelruf», dem «Liebesruf». Die gleiche Reaktionsfolge beobachtete ich auch am folgenden Tag: Das Junge bettelt, der Vater ruft mehrmals *hao* und beantwortet das Jungenbetteln dann wieder länger durch den «Liebesruf». Das Junge knabbert wieder an der Kehle und am Hals, fasst aber auch nach dem Schnabel. Das ♂ scheint nicht abgeneigt zum Füttern, aber es kommt doch nicht dazu; das ♂ putzt sich dann. Das Junge nimmt dreimal ein Moosbüschel auf und lässt es wieder fallen und setzt sich schliesslich. Das ♂ ist um diese Zeit ja nicht auf Jungefüttern, sondern auf Balz eingestellt und reagierte demgemäss auf

Betteln und den Bettelruf richtig mit dem von GOETHE so genannten Liebeswechselruf. Es kann aber auch sein, dass D 52, deutlich kleiner als ♂D, ein ♀ ist und von ♂D als ♀ erkannt und empfunden wurde. Dann würde sein Nahrungsauswürgen einem ♀ gelten und nicht seinem Jungen (ab wann werden übrigens Jungvögel von ihresgleichen als ♂ bzw. als ♀ erkannt und angesprochen?). So wäre das ungewöhnlich lange Zusammenbleiben nicht oder nicht nur ein Familienzusammenhalt, sondern auch Auswirkung einer Freundschaft von Verschiedengeschlechtlichen. Andere Beobachtungen und das Verhalten der Mutter sprechen gegen eine solche Annahme.

Am 16. Mai reagiert der Vater wieder mit *hao* und Liebesruf auf das Betteln des Jungen und würgt dann ziemlich bald auf das «aggressive Betteln» hin, wobei das Junge aus seinem Schlund einen sehr breiten Brocken – vielleicht einen Plattfisch – herausholt. Es müht sich lange, den grossen Bissen zu schlucken, schafft es aber nicht. Dann kommt der Vater und will den Brocken nehmen, wogegen sich das Junge sträubt. Schliesslich hebt ein grosses, langandauerndes «Tauziehen» an, wobei das Junge mehrmals den Vater zu sich herüberzieht, der hierbei auf beiden Füssen rutscht. Der Vater muss plötzlich «jauchzen» (*kjau, kjau, kjau* – was nach N. TINBERGEN, 1953, und GOETHE, 1953, eine Dominanzäusserung ist) und lässt hierbei los.

Am 30. Mai wird D 52 immer noch gefüttert, erstaunlicherweise offenbar durch die Mutter, während der Vater Nistmaterial für das diesjährige Nest sammelt. Am 12. Juni wird der Vater neben dem Nest angebettelt, auf dem die Mutter brütet. Am folgenden Tag sehe ich häufiges Betteln und auch das Füttern neben dem Nest, wobei einmal auch das ♀D daneben steht.

Die letzte Fütterung des einjährigen Jungen beobachtete ich am 15. Juni, aber noch am 25. Juni stand es, heftig Futter heischend, zwischen seinen beiden Eltern.

Am 26. Juni 1953 sind wahrscheinlich die neuen Jungen von Paar D geschlüpft. Wie sich dann die Eltern dem erwachsenen Kinde gegenüber verhielten, konnte leider nicht beobachtet werden, zumal ich abwesend sein musste. Am 27. Juni erblickte ich D 52 ganz kurz in der Nähe des Nestplatzes, wobei die Eltern nicht zu sehen waren. Und dann habe ich das Junge überhaupt nicht mehr zu Gesicht bekommen, so dass ich schon glaubte, es lebe nicht mehr; doch im November 1953 tauchte es wieder auf. Man darf wohl annehmen, dass sich die Einstellung der Eltern nach dem Schlüpfen der Jungen 1953 geändert hat und sie nun ihr erwachsenes Kind vom Vorjahr verjagt haben, und zwar so energisch, dass es schockartig reagierte und abwanderte.

III. *Genealogische Studien* sollen an drei Darstellungen gezeigt werden (Tabellen 3–5).

TABELLE 3

Silbermöwenfamilie B

Jahr	Eltern		Kinder			Zahl der Lebenden		
	♂	♀	geschlüpft	am Leben geblieben	wieder am Geburtsplatz	insgesamt	ohne diesjährige Jungen	brutreif
1948	♂B	♀B	—	—	—	2	2	2
1949	♂B	♀B	2	2	? (B 49 unberingt)	4	2	2
1950	♂B	♀B	2	2–B 50$_{1,2}$	B 50$_1$	mindestens 4	mindestens 2	2
1951	♂B	♀B	3	2–B 51	B 50$_1$, 51	mindestens 5	mindestens 3	2
1952	♂B	♀B	3	3–B 52$_{1,2,3}$	B 50$_1$, 51(?), 52$_2$	mindestens 7	mindestens 4	2
1953	♂B	♀B	3	3–B 53$_{1,2,3}$	B 50$_1$, 51, 52$_2$, 53$_2$	mindestens 8	mindestens 5	2
1954	♂B	♀B	—	—	—	—	mindestens 6	3

TABELLE 4

Silbermöwenfamilie A

Jahr	Eltern		Kinder			Zahl der Lebenden			
	♂	♀	geschlüpft	am Leben geblieben	wieder am Geburtsplatz	insgesamt	ohne diesjährige Jungen	brutreif	dazu neuer Elter
1948	♂A	♀A	3	1 = A 48		3	2	2	—
1949	♂A	♀A	2	1 = A 49	A 48	4	3	2	—
1950	♂A	♀A	2	1 = A 50	A 48, 49	5	4	2	—
1951	♂A	♀A	3	3 = A $51_{1,2,3}$	A 49, 50	7–8	4–5	2	—
1952	♂A_2[1]	♀A	3	2 = A $52_{1,2}$	A 48(?), 49, 50, 51_2	6–7	4–5	1	1
1953	♂A_2	♀A	3	3 = A $53_{1,2,3}$	A 48(?), 50, 51_1, 51_3, 52_1	8–9	5–6	2–1	1
1954	♂A_2	♀A	—	—	A 50, 51_2, 51_3, 52_1, 53_3	—	6	2	1

[1] Neuer Partner, alter Partner tot.

TABELLE 5

Die Familien A, B, C, D, E

Jahr	Zahl der Paare	Eltern		Erwachsene Kinder im 1.–6. Jahr. Jahr:						Brutreife[1]	Gesamtzahl[2] der Eltern und Kinder ohne neue Partner	Dazu neue Partner
		♂ + ♀	neue Partner	1.	2.	3.	4.	5.	6.			
1948	2	4	—	1	—	—	—	—	—	4	5	—
1949	2	4	—	3	1	—	—	—	—	4	8	—
1950	3	6	—	6	1	1	—	—	—	6	14	—
1951	5	9	1 (?)	9	5	1	1 (?)	—	—	9	24–26	—
1952	5	8	2	6	6	5	1	1 (?)	—	8	26–27	2
1953	5	8	3	6	3	7	4	1	1 (?)	11	29–30	3
1954	5	6	3	2	3	6	4			10	21	3

[1] Von den Kindern der Familien A, B und E waren bereits einige gepaart, doch blieben sie noch ohne Nachwuchs.

[2] Soweit beringt und wiedererkannt.

IV. *Komplizierte Eheverhältnisse*, zum Teil durch Persönlichkeiten bedingt.

Die Partner von Paar B brüten seit 1948 in jedem Jahr zusammen. Diese Ehe bestand aber zum Teil nur während der Brutzeit, beginnend im frühen Frühjahr und endigend nach Auflösung der Familie im Spätsommer oder Herbst. In einem Winterhalbjahr

TABELLE 6

Zusammenhalten der Partner bei der Silbermöwe

	Paar B	*Paar A*	*Paar C*
1948	♂B × ♀B	♂A × ♀A	
1949	♂B × ♀B	♂A × ♀A	
1950	♂B × ♀B	♂A × ♀A	
1951	♂B × ♀B	♂A × ♀A	♂C × ♀C
1952	♂B × ♀B	♀A × ♂C	♀C × ♂X
1953	♂B × ♀B	♀A × ♂C	♀C × ♂X

(♂A seit 27. August 1951 tot)

konnte ich allerdings bei jedem der Partner Freundschaften mit einer anderen Silbermöwe beobachten, die so weit gingen, dass man von Verlobung sprechen kann.

Die Verhältnisse bei Paar A und C sind aus Tabelle 6 ersichtlich.

Das ♂C entschied sich für die Witwe A, obgleich sein ♀C anwesend war, sich sehr um ihn bemühte und rund einen Monat lang um ihn «kämpfte». ♀C vertrieb mehrfach ♀A, aber ♂C nahm nicht die Siegerin, sondern hielt zu seiner neuen «Verlobten» und vertrieb seine bisherige Frau.

TABELLE 7

Komplizierte Verhältnisse bei Paar D

Brutzeit 1951	♂D × ♀D 1		
Frühjahr 1952			♂D mit ♀D 1 ♂D mit ♀K (♀K vertreibt ♀D 1) ♂D mit ♀D 2 (♀D 2 vertreibt ♀K und ♀D 1)
Brutzeit 1952	♀D 2 × ♂D	♀D 1	wird auch von ♂D vertrieben, bleibt aber in der Nähe und ohne Partner
Winter 1952/53			♂D Verlobtenverhältnis mit ♀D 1 und vertreibt ♀D 2
Brutzeit 1953	♀D 2 × ♂D	♀D 1	wieder vertrieben, anhänglich und ohne Partner
Winter 1953/54			♀D 1 ab September verlobt mit ♂Y, trotzdem vom 5. November bis 29. Dezember gleichzeitig Verlobtenverhältnis mit ♂D, das aber verbunden mit ♀D 2
Brutzeit 1954	♀D 2 × ♂D	♀D 1 × ♂Y	

Ganz anders und sehr kompliziert ist das Verhalten bei Paar D (Tabelle 7): Rangordnung dreier ♀♀, bei der das vorjährige ♀D 1 ganz unten steht. Das ♂D balzt zunächst mit dem jeweils anwesenden der drei ♀♀ und nimmt schliesslich das stärkste an und vertreibt sein vorjähriges ♀D 1. Dieses verhält sich sehr auffallend, bewirbt sich nicht um andere ♂♂, hält sich meist in der Nähe von ♂D und seinem Revier auf und bleibt ungepaart im Sommer 1952 und sogar noch im zweiten Sommer 1953. Im September 1953

allerdings paart ♀D 1 sich mit neuem ♂ (ohne Ring) an. Dieses Verhältnis – wir können von «Verlobung» sprechen – hält den ganzen Winter hindurch und auch weiter an (wobei ich annehme, dass das – leider unberingte – ♂ immer dasselbe gewesen ist). Trotzdem fühlte ♀D 1 sich immer wieder zu seinem früheren ♂D hingezogen, wie auch bei diesem die «alte Liebe nicht zu rosten» schien. Hierfür einige Beispiele.

In der Zeit vom 5. November bis 29. Dezember 1953 habe ich ♀D 1 an so manchen Tagen mit ihrem früheren ♂D zusammengesehen, wobei beide «choking» (Tinbergen) machten und das Weibchen bettelte. Öfter sah ich, dass ♂D seinem früheren ♀D 1 Nahrung vorwürgte, so am 7. November (gleich viermal nacheinander), am 4. und 11. Dezember.

Am 18. Dezember würgte das ♂ zwar aus, frass aber selbst wieder. Das Bemerkenswerte an diesem Verhältnis ist nun, dass es bestand, obgleich ♂D und auch ♀D 1 anderweitig fest gebunden waren. Die Balz dieser beiden alten Partner fand immer im Revier des ♂D statt, aber nur, wenn seine zweite Frau ♀D 2 nicht anwesend war. Andererseits war der Verlobte von ♀D 1 fast an allen Tagen – wenn auch meist nicht zur selben Stunde – anwesend. Oft beobachtete ich, dass ♀D 1 am gleichen Tage nacheinander bei ihrem früheren Mann und bei ihrem «Verlobten» war.

Am 9. November 1953 höre und sehe ich ♂D locken, das ♀D 1 läuft hinterher, und beide machen dann «choking». Das ♂ putzt sich, sie aber steht aufgereckt und sichtlich erregt, fliegt ab und landet im Bogen bei ihrem Verlobten (ich weiss nicht, ob dieser vielleicht rief). Dann gehen die beiden zum Nestplatz dieses Reviers und machen dort «choking». Derweil ruft ♂D mehrmals den Lockruf, aber ♀D 1 bleibt bei ihrem Verlobten und ♂D bleibt allein.

Am 5. März konnte ich eine überraschende Beobachtung machen: ♀D 1 und ihr «Verlobter» stehen auf dem gewählten Brutplatz nebeneinander. Plötzlich kommt eine andere alte Silbermöwe und macht zweimal Angriffe im Sturzflug, wobei sich ♀D 1 und ihr «Verlobter» jedesmal ducken. Der Angreifer war – ♂D. Wem galt der Angriff?

Inzwischen sind ♀D 1 und ihr «Verlobter» fest «verheiratet» und brüten zur Zeit. Natürlich wird ständig – nicht ohne Spannung – verfolgt, wie sich diese komplizierten Verhältnisse weiter entwickeln, und wird versucht, die richtige Analyse für das Verhalten zu finden.

LITERATUR

Drost, R. (1951): *Beobachtungen an einer kleinen Silbermöwen-Population im Jahreslauf.* Vogelwarte *16:* 44–48.

– (1952): *Das Verhalten der männlichen und weiblichen Silbermöwen* (*Larus a. argentatus* Pontopp.) *ausserhalb der Brutzeit.* Vogelwarte *16:* 108–116.

Goethe, F. (1937): *Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe* (*Larus a. argentatus* Pontopp.) *auf der Vogelinsel Memmertsand.* J. Orn. *85:* 1–119.

– (1953): *Soziale Hierarchie in Aufzuchtschwarm der Silbermöwen.* Z. Tierpsychol. *10:* 44–50.

Tinbergen, N. (1953): *The Herring Gull's World.* London.

Incubation in the Mallee Fowl (*Leipoa ocellata*, Megapodiidae)

Harold J. Frith
Wildlife Survey Section, C.S.I.R.O., Canberra, Australia

The family Megapodiidae is confined to the Australian mainland and the islands to the North, and are remarkable because of their incubation methods. These birds do not brood their eggs but lay them in holes in the ground, volcanic sand, or heaps of leaves, and leave them to be hatched by natural heat from the sun, volcanic action or the fermentation of vegetable matter, or by a combination of these.

Three of the genera are represented on the mainland, *Megapodius freycinet*, *Alectura lathami* and *Leipoa ocellata*. The first two inhabit the coastal jungles and build large mounds of decaying vegetable matter which generate much heat in the moist tropical conditions. When the first burst of fermentation is finished, and the temperature is more stationary, the eggs are laid. Some temperature regulation is necessary by the birds but it has not been studied. The Mallee Fowl (*Leipoa ocellata* Gould) lives in the dry interior of the Continent in mallee scrub, an arid sclerophyllous woodland of dwarf eucalyptus, in an area having only 8–14 inches of rain annually, where ground litter is sparse and very dry and brittle. The nesting mound consists of a mound of sand up to 15 feet diameter and 3 feet high, in which is buried a relatively small amount of dry eucalyptus leaves and twigs.

There has been considerable discussion as to the function of this organic material, the source of heat hatching the eggs and the methods used in regulating this heat (e. g. Mattingley, 1909; Ashby, 1922; Lewis, 1939, 1940), but no detailed work has been done. This paper presents some of the results of an investigation on the methods of incubation used by *Leipoa ocellata*.

Structure of the Mound

The Mallee Fowl commences to renovate the nesting mound in May by digging out the old mound completely, leaving it shaped like a miniature volcano. During June and July dead leaves and twigs from a 50 yards radius are scratched up and swept into the hole until the material is mounded up to a height of 18 inches above the ground level. Starting in August and continuing until December dry sand is scratched up and spread over the organic matter until it is covered by a layer up to 3 feet thick.

Egg laying starts in early September and continues to January. About twenty eggs weighing about 200 g each, are laid at intervals varying from four to eight days. They are laid in a cavity 18 inches deep, dug into the top of the mound, and are placed against the wall of the cavity just above the organic matter. The final hatching is not completed until the middle of March, and the young, on hatching, are fully fledged and independent of the adults. It can be seen that the preparation of the mound and the incubation of the eggs occupy practically the whole year. Most of the work of constructing the mound,

and subsequently maintaining it, is done by the male, who also opens it for the female when she is due to lay, and refills the excavation afterwards.

Throughout the laying and incubation period the mound is visited frequently by the birds, and the soil cover to the eggs is dug off and then returned. The amount of time the mound remains open depends on the time of the year and the air temperature at the time, and, as shown below, is designed to either increase or decrease the egg chamber temperature, as may be required at that time. The amount of work involved is enormous, and in the hot weather obviously causes the birds great physical stress.

Experimental Method

1. Two artificial mounds were constructed close to a natural nesting mound. One of these mounds (called Artificial Mound) was a duplicate of the natural mound. The other (called Control) contained no organic matter, but in other respects was exactly the same as the natural mound. These three mounds allowed separation of the factors liable to influence the mound temperature, thus:–

Natural Mound: Solar heat, Fermentation heat, Birds' activity
Artificial Mound: Solar heat, Fermentation heat
Control Mound: Solar heat

Recording thermographs and soil heat flux plates were buried in each mound to record the temperature and the direction and magnitude of the heat flow. By a comparison of the temperature and heat flow in appropriate pairs of mounds the effect of any one factor could be measured.

2. Fourteen other mounds were kept under observation, and "spot" thermometer readings taken to confirm the findings from the experimental mound.

Results

In early Spring the temperature in the artificial mound rapidly rose to about 106° F (41° C), but was not maintained at this level, and by mid-December had fallen again almost to the control mound temperature of 86° F (30° C). The natural mound temperature rose to 92° F (33° C), but no further, and was maintained at this level right through the incubation period until the end of February by which time the control temperature had risen to 87° F (30·5° C). The great increase in temperature in the two mounds containing organic matter demonstrates that the fermentation of this material produced much heat. In the natural mound the regulation of the maximum temperature reached, at a level below that of the artificial mound, and its subsequent maintenance far above the control throughout the season appeared to be due to the activities of the birds. That this was the case will be shown below.

Function of Organic Matter

Considering the measurements made of the heat flow through the egg chambers of the various mounds, it was demonstrated that early in the incubation period 80% of the heat reaching the eggs was derived from the fermentation of the organic matter. This

contribution slowly declined through the summer, but was still providing a significant amount at the end of December; after the very hot dry mid-summer. Its effect was not finally lost until towards the end of February.

Regulation of Mound Temperature

According to the state of the fermentation and the air temperature prevailing, it was necessary for the birds to work at the mound in order to decrease or increase the temperature of the eggs. This activity can be divided, for the present purpose, into three parts according to season.

1. *Early Summer.* – In the spring and early summer much heat was available from the fermenting material, but the air temperatures were relatively low. During this period the mound was visited by the birds almost daily, at or before dawn. They dug into the mound, from the top, removing the soil covering to the eggs, and then immediately covered them again with about 12 inches of soil. They returned in the afternoon and completed the restoration of the mound to its former level. The temperature and heat flow measurements taken showed that during this period the mound temperature was rapidly increasing, due to the heat from the organic material, but the opening activity led to a great flow of heat from the eggs to the air, and a reduction in the temperature in the egg chamber.

During the early spring, when cold weather came, the solar heat component was removed, and the rate at which heat was conducted from the interior to the cold air was increased. It was not necessary to open the mound for cooling and the mound temperature slowly increased, but not to a dangerous level. Cold spells in inland Australia are never sufficiently long to lead to dangerous increases in mound temperature.

If unseasonal very hot weather came early in the season when the organic matter was producing much heat, the rate of increase in the mound temperature was accelerated and the birds worked constantly before dawn, daily, opening the mound to reduce it. Although they were successful in very hot spells of up to seven days duration, it seems probable that in a very prolonged hot spell at this time of the year the temperature could get beyond their control.

2. *Mid-Summer.* – In January and February the fermentation was only supplying a small amount of heat, but the sun was very hot; day temperature of 100–110° F (38–43° C) prevailing. Under these conditions the small amount of heat from the fermentation was sufficient to maintain the mound temperature at 92° F (33° C), that is, about 5° F (2·8° C) above the Control.

There was apparently some danger of a slow long term increase in temperature occurring in the mound because the birds still visited at dawn each six days, opened the mound and turned the soil covering over mixing it very thoroughly. This mixing was shown to lead to a disruption of the temperature gradient in it, a cooling of the soil near the eggs, and a subsequent decrease in the rate of heat movement to the eggs from the sun.

3. *Autumn.* – In March the effect of the fermentation was completely gone, and the heat of the sun was declining. Whereas in early summer the birds had found it necessary to cool the mound, and in mid-summer to maintain it at the existing temperature, they now

found it necessary to warm the interior. The mound was visited by the birds each morning and opened at about 10 a.m. when the sun was very hot. The complete covering to the eggs was removed to within one inch of the eggs, the top of the mound now being a saucer shaped depression 15 feet diameter and 3 feet deep. The mound was left thus throughout the heat of the day and restored at about 4 p. m.

The temperature and heat flow measurements showed that this action led to a great movement of heat from the sun into the egg chamber, resulting in an increase in the temperature of the eggs of 6–8° F (3·3–4·5° C). However, despite this, the average temperature of the egg chamber continued to slowly decline, and by the middle of March the increases achieved were not sufficient to restore the egg chamber to 92° F (33° C). It seems likely that the breeding season in this species is terminated by the inability of the birds to maintain the required temperature in the mound.

Variation in Nesting Habit

The above description applies to a typical mound. In practice a few mounds are found in which the construction and subsequent care differ very widely. Some of them are composed of almost pure leaf material and receive no soil covering until December; presumably the heat of fermentation is even more important in these. At the other end of the scale two mounds have been found, in which no organic material at all was incorporated.

One of this latter type of mound was studied, and it was found that egg laying did not start until November, opposed to early September in "normal" mounds, and the eggs were laid at intervals of four days, opposed to the normal 6 to 8 days. The clutch sizes were the same, but the egg laying period occupied a much shorter time.

The regulation of the temperature was simplified because of the absence of fermentation heat. The eggs were laid closer to the surface than in the other mounds, and the heat from the sun was found to be almost sufficient to maintain the egg chamber temperature. When the other birds were actively letting out heat by opening the mound in the cool morning air, this pair were opening the mound in direct sun during the heat of the morning for a very short period to allow a regulated amount of heat to enter. For the remainder of the season the temperature regulation in this mound was exactly the same as in the normal mounds, after the fermentation had run its course. There is insufficient data yet to measure the relative efficiency of the two types of mound.

Discussion

In the mounds of *Leipoa ocellata* the organic matter incorporated is of prime importance in the incubation of the eggs, and is the chief source of heat throughout much of the incubation season. It is necessary to keep the mound temperature down by allowing some of this heat to escape. Later in the season solar heat assists the fermentation and at the end of the season, when the fermentation is complete this is the sole source of heat. At the end of the season, although the birds still try to maintain the mound temperature by means of solar heat their efforts become unsuccessful, and the mound temperature declines. It is thought probable that this factor is important in determining the end of the breeding season.

Whilst the majority of Mallee Fowl, in incubation, use almost entirely heat from fermentation for half the season and heat from the sun for the other half, individuals differ. In some, fermentation is more important than in the normal mound, and a few are able to dispense with it entirely. These differences are strongly suggestive of an evolutionary trend in nesting habit.

Gentilli (1948) has pointed out that the onset of aridity in inland Australia was probably very much more recent than has been previously thought. It is postulated that this increase in aridity has led to a need for the Mallee Fowl to reduce its dependence on fermentation and to adapt itself to an incubation system depending mainly on solar heat, and this adaptation is still proceeding.

It is of interest to compare this position with that of the other Megapodes. *Eulipoa* and *Megacephalon* bury their eggs in the sand on beaches (de Ruiter, 1928), and presumably rely entirely on the sun's heat to hatch them. Both have restricted ranges. *Talegallus* and *Aepypodius* build mounds of decaying vegetation and rely entirely on heat of fermentation (Mayr, 1933). Similar conditions exist in *Alectura* (Le Sœuf, 1899; Fleay, 1937).

Megapodius has a very extended range, particularly *M. freycinet* which extends from the Nicobar Islands to the Solomons, and from the Philippines in the north to Central Queensland in the south. This young vigorous species has a remarkable series of nesting habits, ranging from holes in the ground (Pockley, 1946) using solar heat, and also volcanic heat (Sibley, 1946) to holes on the beach covered with small mounds of leaves (Banfield, 1912) using a combination of fermentation and solar heat, and huge mounds of decaying leaves (Le Sœuf, 1899), using purely fermentation heat. It is undoubtedly this adaptability that has enabled this species to colonize the very large range of islands of Polynesia and Melanesia, varying from small sandy islands with little ground litter to the large continental type islands with extensive jungles.

There is an extensive and profitable field of study available in the breeding habits of the Megapodes.

REFERENCES

Ashby, E. (1922): *Notes on the Unique Methods of Nidification of the Australian Mallee Fowl with Original Data Supplied by Bruce W. Leake.* Ibis *4:* 702–709.

Banfield, E. J. (1913): *Megapode Mounds and Pits.* Emu *12:* 281–282.

Fleay, D. (1937): *Nesting Habits of the Brush Turkey.* Emu *36:* 153–163.

Gentilli, F. (1949): *Foundations of Australian Bird Geography.* Emu *49:* 85–129.

Lewis, F. (1939): *Breeding Habits of the Lowan in Victoria.* Emu *39:* 56–62.

– (1940): *Notes on the Breeding Habits of the Mallee Fowl.* Emu *40:* 97–110.

Le Sœuf, D. L. (1899): *The Mound Building Birds of Australia.* Ibis *5:* 9–19.

Mattingley, A. H. E. (1908): *Thermometer Bird or Mallee Fowl.* Emu *8:* 53–61, 114–121.

Mayr, E. (1933): *Beobachtungen über die Brutbiologie der Grossfusshühner von Neuguinea.* Orn. Mber. *38:* 101–106.

Pockley, E. (1937): *Notes on Nesting Holes of a Megapode.* Emu *37:* 63–65.

Ruiter, C. de (1930): *De Maleo (Megacephalon maleo).* Ardea *19:* 16–19.

Sibley, C. (1946): *Breeding Habits of Megapodes on Simbo, Central Solomon Islands.* Condor *48:* 92–93.

The Distribution of Heronries in Italy and some Remarks on the Night Heron's Behaviour

Sergio Frugis

Milano

After a very brief report on the present situation of heronries in Italy I would like to draw your attention to some aspects of the Night Heron's behaviour. These emerged during three years of field studies, and seem to help towards a better understanding of the habits of this Heron, which has also been the object of very thorough observations by Nobel, Wurm, and Schmidt, and by Lorenz, respectively on the American and European subspecies. During the year 1954, observations by my collaborators and myself continue; a complete report of such studies will be published later.

The number of Italian heronries, as well as the actual population of nests has considerably decreased since the year 1936, in which Dr. Moltoni made a complete report on our heronries. The only place where herons of different species could breed free from human interference and robbery was the "Greggio Bird Sanctuary" managed by the "Laboratorio di Zoologia applicata alla Caccia" of Bologna University since 1938. Unhappily in 1953, during a very severe summer storm of hail and wind, most of the trees in the Sanctuary were broken down with the result that nearly all the young White Egrets and Night Herons (besides some young Common Herons and a very few Squacco Herons) died. Some twenty days ago, with an English friend, I visited again the Sanctuary but we found nothing but Common Herons nesting on the few trees still standing. However, White Egrets, Night and some few Squacco Herons still nest in neighbouring but unprotected areas, where their life depends upon very many factors; or perhaps I should say upon very many peasants.

My studies on the *Night Heron* are carried on in a heronry near Milan where only this species breeds. Since 1949 Night Herons have arrived earlier every year. For instance this year they arrived on 13th March while in 1953 they did not arrive before 23rd March. This seems to be due to recent climatic changes which have affected bird-life also in Italy though not to such an extent as Dr. Gudmundsson has shown for Iceland.

A lot of observations showed me and my collaborators that social and sexual behaviour is much the same as described by Nobel, Wurm, and Schmidt, but the use of head plumes seems not to be purely devoted to courtship ceremonies. For instance, we could often see erection of plumes by birds alighting near others. Very often they erect their plumes when alighting near paired birds. In this respect, plume erection seemed to play the role of "appeasing ceremony" in the sense given by Lorenz. This author remarks that, being the same in the South American Night Heron (*Canchroma cochlearia*) as in

palaeartic *Nycticorax*, the so-called "appeasing ceremony" was probably present in evolution before generic separation of *Canchroma* and *Nycticorax* and is probably older than the development of crest plumes in the latter.

In fact LORENZ says: "A purely ceremonial reaction that has nothing whatever to do with environment can hardly be expected to become absolutely equal in two species through converging development." Now, setting aside any discussion on the evolution of the different genera of Herons, we can accept LORENZ's suggestion as right. But I would like to remark that if we agree with LORENZ nevertheless the actual fact that Night Herons may have developed rather conspicuous head plumes after acquiring the "appeasing ceremony" cannot compel us to divest the plumes of function. I would say (and my observations seem to confirm it) that in the "appeasing ceremony" head plumes are incidentally raised together with all other head feathers, while their true function (and here I could say to LORENZ: the function they developed for) is evident in sexual behaviour just as NOBEL, WURM, and SCHMIDT demonstrated for the American race, and as I think that I have demonstrated for the European race.

Many other points of the Night Heron's behaviour need discussion and this will be done in a fo rthcoming paper.

REFERENCES

FRUGIS, S. (1953): *Considerazioni generali sulle Garzaie e note sui costumi della Nitticora*. Riv. ital. Orn. [2] *23:* 13–21.

HUXLEY, J. S., and FISHER, J. (1940): *Hostility Reactions in Black-headed Gulls*. Proc. zool. Soc. London *110* (A): 1–10.

LORENZ, K. (1938): *A Contribution to the Comparative Sociology of Colonial Nesting Birds*. Proc. 8th Int. Orn. Congr. Oxford 1934: 207–218.

MOLTONI, E. (1936): *Le Garzaie in Italia*. Riv. ital. Orn. [2] *6:* 109–148, 211–269.

NOBEL, G. K., WURM, M., and SCHMIDT, A. (1938): *Social Behaviour of the Black-crowned Night Heron*. Auk *55:* 7–40.

TINBERGEN, N. (1951): *Recent Advances in the Study of Bird Behaviour*. Proc. 10th Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 360–374.

Vergleichende Beobachtungen zum Verhalten der Silbermöwe (*Larus argentatus*) und der Heringsmöwe (*Larus fuscus*)

Friedrich Goethe
Vogelwarte Helgoland, Wilhelmshaven

Die Verwandtschaft der Grossmöwen hat seit längerem die Aufmerksamkeit der Systematiker beansprucht, denn zum Beispiel bei der Gruppe *argentatus-fuscus* wird die Entscheidung schwer, ob man sie als Arten oder als geographische Rassen betrachten soll. Aber gerade diese Schwierigkeiten beweisen, dass wir hier Ansatzpunkte zum Studium der Artbildung gefunden haben. Nachdem sich schon eine ganze Reihe von Forschern – unter ihnen besonders Stegmann (1934), Ernst Mayr (1940) und Stresemann und Timoféeff-Ressovsky (1947) – mit der ebenso faszinierenden wie schwierigen Grossmöwensystematik beschäftigt haben, wurde die Hypothese aufgestellt, dass die Grossmöwen der *argentatus-cachinnans-fuscus*-Gruppe einen zirkumpolaren Formenring und eine südliche Formenkette bilden. Schon Stegmann wies auf die wichtige Tatsache hin, dass im Ostseeraum die «Arten» *argentatus* und *fuscus* zusammenstossen, ohne Bastarde zu bilden. Hier treffen sich nämlich (vgl. Stresemann und Timoféeff) die Endglieder des zirkumpolaren Formenringes und der südlichen Formenkette. Praktisch gibt es in den gemeinsamen Brutarealen tatsächlich keine Vermischung. Und wenn im Freiland Mischpaare und Mischlinge von *L. a. argentatus* und *L. f. graellsii* auf den west- und ostfriesischen Inseln vorkommen, so kann diese Erscheinung schwerlich als normal angesehen werden, da durch die Störung des Brutzyklus bei der Silbermöwe infolge des Eiersammelns dieser mit demjenigen der Heringsmöwe synchronisiert wird. Ausserdem dürften die vom Menschen veränderten Silbermöwenpopulationen im südlichen Nordseegebiet unter einer mehr oder weniger starken Hypersexualität leiden, ähnlich wie Gefangenschaftsmöwen im Zoo, bei denen Mischpaare nicht selten sind. Beide Fälle der Vermischungen scheiden für unsere Betrachtung aus, weil durch die gestörten Reizschwellen jene feinen Trennungsschranken gleichsam eingerissen worden sind.

Ausser den vom Systematiker betonten Unterschieden zwischen *L. argentatus* und *L. fuscus* sind von einigen Autoren (Darling, 1938, Richter, 1938, N. Tinbergen, 1951, und Paludan, 1951) auch schon biologische und physiologische Unterschiede herausgestellt worden, die im folgenden (siehe Tabelle 1) kurz skizziert sind.

Nachdem Heinroth und Lorenz die grosse Bedeutung der *Verhaltensanalyse* der Arten für die Taxonomie und Stammesgeschichte überzeugend dargetan haben, musste auch unser Fall im besonderen Masse den «feinethologischen» Vergleich der beiden Formen herausfordern, wobei wir *L. argentatus* als in dieser Hinsicht am besten bekannt (siehe N. Tinbergen, 1953) zur «Standardform» erheben können. Die bisherigen eigenen Beobachtungen an *L. argentatus* und *L. f. fuscus* haben gezeigt, dass beide Möwen

TABELLE I

Morphologische und biologische Unterschiede

	Larus a. argentatus	*Larus fuscus graellsii*	*Larus fuscus intermedius* und *fuscus*
Körperlänge (mm)	550–650		520–600
Körpergewicht (g)	865–1315 (♂♂ 1080)	(♂♂ 953)	562–1180
Eivolumen (mm³)	96 200		74 980
Alterskleid	3 ½–4 Jahre		3–3½ Jahre
Zugverhalten	Kein Zugvogel	Zugvogel (±)	Zugvogel
Biotop	Küstengewässer	offene See	
Ernährungstypus	Strandtiersammler («Ebbegast»)	«Fischer»	«Fischer»
Brutzeit	2–3 Wochen vor *fuscus*		2–3 Wochen nach *argentatus*
Territorialverhalten in Mischkolonien	*fuscus graellsii* wird nicht als Konkurrent gewertet		(Abneigung gegen *argentatus*)
Brutdauer	27 Tage		26,1 Tage

Dazu folgende Erörterungen: *Körpergrösse* spielt, wie ich früher (Goethe, 1937) zeigen konnte, eine Rolle bei der Paarbildung der Silbermöwe: ♂♂ haben meist kleinere ♀♀. Dominanz- bzw. Unterlegenheitsverhalten als Funktionen verschiedener Körperstärken dürfte prinzipielle Bedeutung innerhalb der Diskussion der isolierenden Mechanismen beim Zusammentreffen nahe verwandter Formen haben (siehe zum Beispiel die Waldmäuse!?).

Biotop und *Ernährungsweise* trennen die beiden Formen räumlich und zeitlich. Die Heringsmöwe ist nach allen bisherigen Beobachtungen mehr Fischjäger, da bis zu gewissem Grade besserer Stosstaucher. Zugökologisch bemerkenswert ist, dass die schwarzen Heringsmöwen im Bereich der nordwestdeutschen Gezeitenküste vornehmlich dort rasten, wo tiefe Priele den Frischfischfang gestatten. Unterschiede der funktionellen Morphologie, wie sie Meunier (1951) herausgestellt hat, sind dafür vermutlich ebenso bedingend wie für verschieden steile Stossangriffe bei *argentatus* und *fuscus*, welche Voipio (1954) festgestellt hat. Mittlere Flächenbelastung in Kilogramm je Quadratmeter ist nach Meunier bei *argentatus* 6,26, bei *fuscus intermedius* 4,60.

Auf die wichtigen zeitlichen Unterschiede im Ablauf der *Brutzyklen* unter ungestörten Verhältnissen ist besonders hinzuweisen.

Zum *Territorialverhalten* bedarf es noch weiterer Untersuchungen. In manchen Mischkolonien wurden Heringsmöwen von Silbermöwen nicht «ernst genommen». Auf meiner Schäre, wo sich zunächst noch einige Silbermöwen aufhielten, war eine Abneigung der Heringsmöwen gegen die lauten und robusten Silbermöwen unverkennbar. Diese wurden einerseits aus Territorien der Heringsmöwen vertrieben, andererseits gab es *fuscus*-Paare, die vor den Silbermöwen ihr Feld räumten.

über das gleiche Inventar spezifischer Instinktbewegungen verfügen, was einige Beobachter mit dem gleichen Ergebnis, wie Steinbacher (1938) und Paludan (1951) dazu veranlasste, die Bewegungsweisen der beiden Formen als identisch hinzustellen. *Die Identität bezieht sich jedoch nur auf die qualitative Seite, nicht auf die quantitative.*

Schon Richter (*f. graellsii*) und Paludan (*f. intermedius*) haben bemerkt, dass bei der Heringsmöve die Bewegung des *Grasrupfens* – ein Übersprung-Aufraffen zweier ♂♂, vorwiegend der Territorialnachbarn mit Droh- bzw. Trutzfunktion – gegenüber der Silbermöwe sehr zurücktritt. Diesen «Ausfall» des «Grass pulling» hat man mit der

geringen Siedlungsdichte in Heringsmöwenkolonien und mit dem Mangel an «Gelegenheit», das heisst an Pflanzenwuchs, in den meist felsigen *fuscus*-Brutstätten zu erklären versucht. Ich habe nun auf der finnischen Schäre Stengrund im Ekenäs-Schärenhof an *L. f. fuscus* das nämliche feststellen können: ein sehr auffallendes Zurücktreten des Grasrupfens. Während bei der Silbermöwe (siehe Goethe, 1937) diese Bewegung besonders in der Vorbrutperiode gewissermassen zur Alltäglichkeit gehört, konnte sie in jener Heringsmöwenkolonie von 19 Paaren auf etwa $^1/_2$ ha während des gesamten Brutzyklus nur siebenmal, und davon dreimal nur andeutungsweise beobachtet werden, wobei gerade in der geringen Intensität der Zusammenhang mit dem Übersprung-Aufraffen von Material stets besonders deutlich wurde. Das eindrucksvollste Rupfen sah ich als besondere Seltenheit bei einem ♀, das 1,50 m von seinem brütenden ♂ entfernt von einem fremden ♂ «angebettelt» wurde. Hier waren alle Drohmittel des ♀ gegenüber diesem aufdringlichen ♂ gleichsam erschöpft, und als höchste Steigerung begann das ♀ energisch Gras zu rupfen. Dennoch wurde es unmittelbar darauf vergewaltigt. Die vorhin genannten Ursachen für das seltene Auftreten des Rupfverhaltens bei *fuscus* vermag ich nicht anzuerkennen, denn meine Schäre besass eine verhältnismässig reiche Vegetation, so

TABELLE 2

Vergleich der Stimmäusserungen

Situation und Funktion	Umschreibung	
	Larus argentatus	Larus fuscus
"Alarm", Erregungen verschiedener Art Variante beim Gruppenflug " beim Stoßangriff ➡! " bei Schmerz	ki'u oder kli'u oder i'u kil'-u — — — — — ijäa,a,a,a, oder huuäa	äo oder eå oder (e)ja [ɛɔ, f˙c˙] ee˙-a - - - (a)ee'a oder (o)ääå (i)a,a,a,a [Staccato]
Angst("Warn")ruf, vorwiegend als Signalreiz für die Jungen	gagagag auch giagiagiag oder jibjibjib [f'-g']	gagagag bis gägägägäg auch jibjibjib g'-h'
"Jauchzen" (Long call) ➡! dazu Varianten	gau gau gau kjiiii-iau kiaukjauk......	au au kwiia kwaokwaokwao...... oder groå groå groå goagoagoag......
Abflugsankündigung zugleich Stimmfühlung ("Lockruf") beim Verkehr mit Jungen Fluglaut	hau oder gau oder bau oder au aa'-o' oder änjä	ao oder aå oder g(r)ao(g) /-/-/.. o'-o˙ [o'-ɔ'] oder uang
Nestruf Variante Landeruf ➡! " "Nestlocke" des ♂ (mit Choking-Vorspiel) " Futterlocke ad. mit juv.	mää(u) oder miau oder miäää miööö oder miäää maau [a"]	maaei' må åå åå ------ oder meefäl [ɛ, c" e"] ää' ää' ää'- - - - åoo oder ooääa' oder aeää'
Huderlaute mit Steigerung bis "Choking"-Laut	u(o) u(o)... oder go(a) go(a)... oder oog oog ... bis hu(o)it	o,o,o, ... [ɔ,ɔ,h] uo', uo', uo', ... oder uo(k) uo(k)...
Bettelruf ♀ ➡! Wechselbetteln ♂+♀ als Befriedungsgeste vor der Copula	a-u oder aoi oder a-i oder au-i oder ä-u	ã-å oder oẽo oder ã ♂: ã [g'] ♀: öäö [c"]
Copula-"Gackern" des ♂	agchagcha.... krokrokro.... oder gräägräägrää....	go(a)go(a)...... oder gäägaägääg... oder gräägräägrääg......

dass viele Exemplare sehr wohl Gelegenheit gehabt hätten, in ihrem Nestrevier zu rupfen. Auch an Auseinandersetzungen zwischen angepaarten Heringsmöwen und Fremdlingen beiden Geschlechts fehlte es nicht. Ausserdem besitzen wir insofern die «Gegenprobe», als DROST in der Wilhelmshavener Molenkolonie sah, dass die Silbermöwen hier in nahezu ähnlicher Brutdichte wie die Heringsmöwen von Stengrund, auf fast vegetationslosem Substrat rupften, und zwar, wie DROST (mdl.) scherzhaft sagt: «Beton rupften». Das erhebliche Zurücktreten des Grasrupfens bei *fuscus* dürfte also formspezifisch und ein Ausdruck für das im Vergleich zu *argentatus* weniger impulsive Gehabe sein, das uns im folgenden noch weiter beschäftigt.

Besondere Aufmerksamkeit habe ich den *Stimmäusserungen* der Heringsmöwen geschenkt, von denen die wichtigsten in Tabelle 2 den Rufen der Silbermöwe gegenübergestellt sind.

Ausser der geringeren Lautstärke der *fuscus*-Rufe fehlen die i- und u-Laute der Silbermöwe bei der Heringsmöwe weitgehend, wie übrigens auch bei der Mantelmöwe, auf welchen Umstand schon VOIGT (1933) aufmerksam gemacht hat. Der Stimmschatz von *fuscus* unterscheidet sich also – wenngleich er auch formal demjenigen der Silbermöwe äusserst nahesteht – durch Lautstärken und Tonhöhen. In bezug auf einige markante Rufe haben dies schon TINBERGEN (1951) und PALUDAN festgestellt. Man kann den Sachverhalt vielleicht am besten mit einem Vergleich aus der Philologie deutlich machen: es liegen hier zwei Dialekte einer Sprache vor, ja man könnte, recht entsprechend der taxonomischen Situation, auch sagen: es handelt sich um zwei naheverwandte Sprachen, wie etwa die spanische und die provenzalische oder das Schwedische und das Dänische. Da, wie wir wissen, bei den Möwen mit ihrem reichen Lautschatz die Stimmen eine äusserst bedeutsame Rolle im Sozialleben spielen, ist es durchaus möglich und nach meiner Auffassung wahrscheinlich, dass diese Differenzen eine isolierende Wirkung haben, zumal die wichtigsten sozialen und im Dienste der Paarbildung stehenden Rufe ganz besonders unterschiedlich sind (siehe die Pfeile in Tabelle 2!). Experimente müssen diese grundsätzliche Frage später klären.

Nun haben schon N. TINBERGEN (1951) und PALUDAN mitgeteilt, dass im Gebrauch zweier homologer Rufe, dem «Alarm» und dem «*gagagag*», ein Unterschied zwischen *argentatus* und *fuscus* besteht. Beide Forscher fanden, dass beim Eindringen des Menschen in eine Mischkolonie die Silbermöwen vorwiegend *gagagag* und weniger *ki'u* rufen, während man von *fuscus* in erster Linie das dem *ki'u* homologe *äo* und wenig *gagagag* hört. Ich habe dies auf Memmert zur frühen Brutzeit bei einem einzelnen *fuscus graellsii*-Paar in der *argentatus*-Kolonie auch bemerkt. TINBERGEN, der das *gagagag* als Alarm schwacher Intensität, das *ki'u* bzw. *äo* als Alarm starker Intensität bezeichnet, ist der Meinung, dass der Unterschied in der Schwelle alarmauslösender Reize liege. Auffallenderweise hatte BERGMAN (1951) gerade das entgegengesetzte Ergebnis: bei der skandinavischen Heringsmöwe fast nur *gagagag*, bei *argentatus* vorwiegend *ki'u*. Die eigenen Beobachtungen ergaben nun, dass die Stengrund-Population der Heringsmöwe zu Anfang des Brutzyklus bei Störungen zunächst und vorwiegend das *äo* hören liess, dann aber von Anfang Juni ab mehr das *gagagag* vorherrschte. Dieses Verhalten *kann* mit einer Dressur, das heisst der Gewöhnung der Möwen an mich als einen harmlosen Zeitgenossen, zusammenhängen, denn ich habe im Juli auf den Schären der Meerregion weiter nördlich

TABELLE 3

Ethologische Unterschiede

	Larus argentatus	Larus fuscus graellsii	Larus fuscus int. u. fuscus
Stimmäußerungen bei Koloniestörungen			
a) Tinbergen u. Paludan:	gagagag, wenig ki'u	äo, wenig gagagag	äo, wenig gagagag
b) Bergman:	ki'u, wenig gagagag		gagagag, wenig äo
c) Goethe:	leise gagagag - laut ki'u -(lange) Rufgemisch oder gagagag		vor Schlüpfzeit: äo, wenig gagagag später: gagagag, wenig äo
Angriff	stark mit Stimme	schwach, meist lautlos	schwach, meist lautlos
Fluchtdistanz	< fuscus	> argentatus	> argentatus
Grasrupfen	alltäglich, stark	sehr selten, schwach	sehr selten, schwach

wieder das Gegenteil gefunden. Jedoch bin ich eher davon überzeugt, dass dieser Wechsel mit dem Fortschreiten im Brutzyklus zusammenhängt. Denn ich weiss nicht, ob man *gagagag* und *ki'u* überhaupt als Intensitätsstufen *eines* Alarms auffassen darf, weil nach meinen eingehenden Untersuchungen über die Jugendentwicklung beider Formen das *gagagag* ein sozialer *Angst*laut mit der Funktion der Jungen*warnung* ist, den wir einem angeborenen auslösenden Mechanismus zuordnen müssen. Das *ki'u* indessen zeigt alle möglichen Erregungen von der Aufmerksamkeit bis zur Wut an. Es scheint mir daher, dass man bei derartigen Vergleichen dem Brutzeitstadium und den jeweiligen sonstigen Bedingungen (Tageszeit, Art und Anzahl der eindringenden Feinde, Gewöhnung an diese) unbedingt Rechnung tragen sollte. So würde auch das Resultat der Bergmanschen Feststellung verständlicher. Diese und weitere ethologische Vergleichsdaten zeigt Tabelle 3. Nichtsdestoweniger ist die Gesamtreaktion – ob «Alarm»-kiu, ob «Angstwarnruf» oder ob beides gemeinsam – bei *fuscus* weitaus schwächer, was schon Darling betonte. Der Grad der Angriffslust beim Territorium ist nach Darlings und meinen Beobachtungen ebenfalls geringer. Ich notierte einmal im Versteckzelt: «Die Heringsmöwen haben nicht das ‚südliche Temperament' wie die Silbermöwen, die man den ersteren gegenüber zuweilen ‚hysterisch' nennen könnte»[1].

Wenn ich den komplexen Eindruck vom Wesen der Heringsmöwe im Vergleich zur Silbermöwe, den man am besten vielleicht als «gelassener» bezeichnen könnte, bisher

[1] Salomonsen (1950) hält verschiedene Temperamente auch für einen isolierenden Faktor bei der Polarmöwe (*L. glaucoides*) und der Eismöwe (*L. hyperboreus*), die unvermischt an gleichen Plätzen brüten.

noch nicht in Mass und Zahl – bezüglich der Rufe, zum Beispiel sonographisch – darzustellen vermochte, so kann auf Grund der erwähnten Vergleiche gesagt werden, *dass bei aller Verhaltensidentität eine deutliche Differenz in bezug auf das «Temperament» oder den «Impuls» vorliegt.* Tinbergens Auffassung von verschiedengradigen Reizschwellen bei beiden Formen unter gleichen Verhältnissen ist also prinzipiell auf jeden Fall zutreffend.

Wenn sogar beim Menschen, bei dem die Hindernisse der verschiedenen Temperamente von Volksstamm zu Volksstamm trotz überbrückender Kräfte, wie Religion, Ethos, Bildung und Gesellschaft, oftmals nur schwer weggeräumt werden können, wieviel eher dürften derartige Unterschiede mit zu den isolierenden Mechanismen bei Tierformen gerechnet werden, wie sie uns hier beschäftigen.

LITERATUR

Bergman, G. (1951): *Unterschiede von Silbermöwe (Larus argentatus) und Heringsmöwe (L. f. fuscus) in Lebensweise und Stimme.* Vogelwarte *16:* 17–18.

Darling, F. (1938): *Bird Flocks and the Breeding Cycle.* Cambridge.

Goethe, F. (1937): *Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe (Larus a. argentatus* Pontopp.) *auf der Vogelinsel Memmertsand.* J. Orn. *85:* 1–119.

Mayr, E. (1940): *Speciation Phenomena in Birds.* Americ. Naturalist *74:* 249–278.

Meunier, K. (1951): *Korrelation und Umkonstruktion in den Grössenbeziehungen zwischen Vogelflügel und Vogelkörper.* Biologia generalis *19:* 403–443.

Paludan, K. (1951): *Contributions to the Breeding Biology of Larus argentatus and Larus fuscus.* Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren. *114:* 1–128.

Richter, R. (1938): *Beobachtungen an einer gemischten Kolonie von Silbermöwe, Larus argentatus* Pont. *und Heringsmöwe, Larus fuscus graellsii* Brehm. J. Orn. *86:* 366–373.

Salomonsen, F., und Gitz-Johansen (1950): *The Birds of Greenland.* Vol. II. København.

Stegmann, B. (1934): *Über die Formen der grossen Möwen («subgenus Larus») und ihre gegenseitigen Beziehungen.* J. Orn. *82:* 340–380.

Steinbacher, G. (1938): *Zur Ethologie unserer einheimischen Mövenarten.* Ber. Ver. schles. Orn. *23:* 42–65.

Stresemann, E., und Timoféeff-Ressovsky, N.W. (1947): *Artentstehung in geographischen Formenkreisen* I. *Der Formenkreis Larus argentatus-cachinnans-fuscus.* Biol. Zbl. *66:* 57–76.

Tinbergen, N., (1951): *The Study of Instinct.* Oxford.

– (1953): *The Herring Gull's World.* London.

Voigt, A. (1933): *Exkursionsbuch zum Studium der Vogelstimmen.* Leipzig.

Voipio, P. (1954): *Beobachtungen über die Silbermöwe, Larus argentatus* Pont. *am Gross-Saimaa und ihre Beziehungen zu den anderen Möwenvögeln.* Ornis Fennica *31:* 57–80.

The Life of the Red-legged Falcon *(Falco vespertinus)* in the Ohat Forest

L. Horváth

Ornithological Department, Hungarian National Museum, Budapest

The Hortobágy is situated in the eastern part of Hungary. It is one of the biggest alkaline plains of Europe, with an area of 3000 km², the larger part of which is still free of any agricultural use. Before the great anti-inundation works of the last century, it was one of the flooded areas of the river Tisza. There are small acacia woods dispersed on the plains, with larger flood-woods consisting of oak trees along the Tisza. The Ohat Forest is one of them. Both forest types are ideal for habitation by Red-legged Falcons, as they have

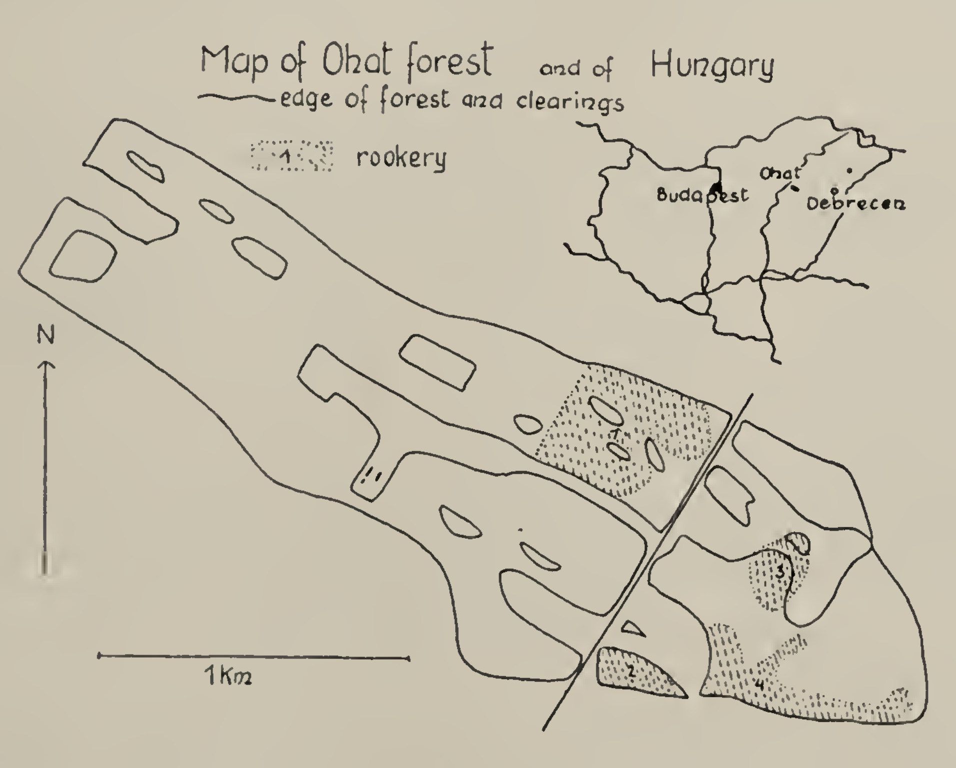


Figure 1.

here large rookeries at their disposal. The large Rook settlements of the Ohat Forest and the big numbers of the Red-legged Falcons here were very suitable for reasearch work on these birds (Figure 1). In cognizance of these facts, I selected this forest for the scene of my field-work, and I spent there almost four months, with some smaller intervals, from 12 May to 3 October, 1953. I summarize my results, following the sequence of events of the life of the Red-legged Falcons.

Spring arrival. – As I visited the Ohat Forest for the first time only on the 12th May, I did not witness the spring arrival of the Red-legged Falcons. I had, however, many times visited the Duna-Tisza Plains of the same latitude, where I met with the first Falcon pair on the 26th April, 1953. This date falls behind the country-wide mean estimated

from arrival data for some decades back, which implies that the birds arrived somewhat late in that year.

Courtship and mating. – The courtship flight of the male Red-legged Falcon, which I chanced to observe in the Ohat Forest on the 13th May, consists of circling, quick slides and curves. Mating was consummated on a dead side-branch of a high tree on the edge of the forest.

Occupation of the nest. – The birds occupied the nests of Rooks without any alterations. This happened 2–3 weeks before the laying of the eggs. Precise altitudinal measurements revealed that, in 80% of the cases, the Red-legged Falcons occupied those nests,

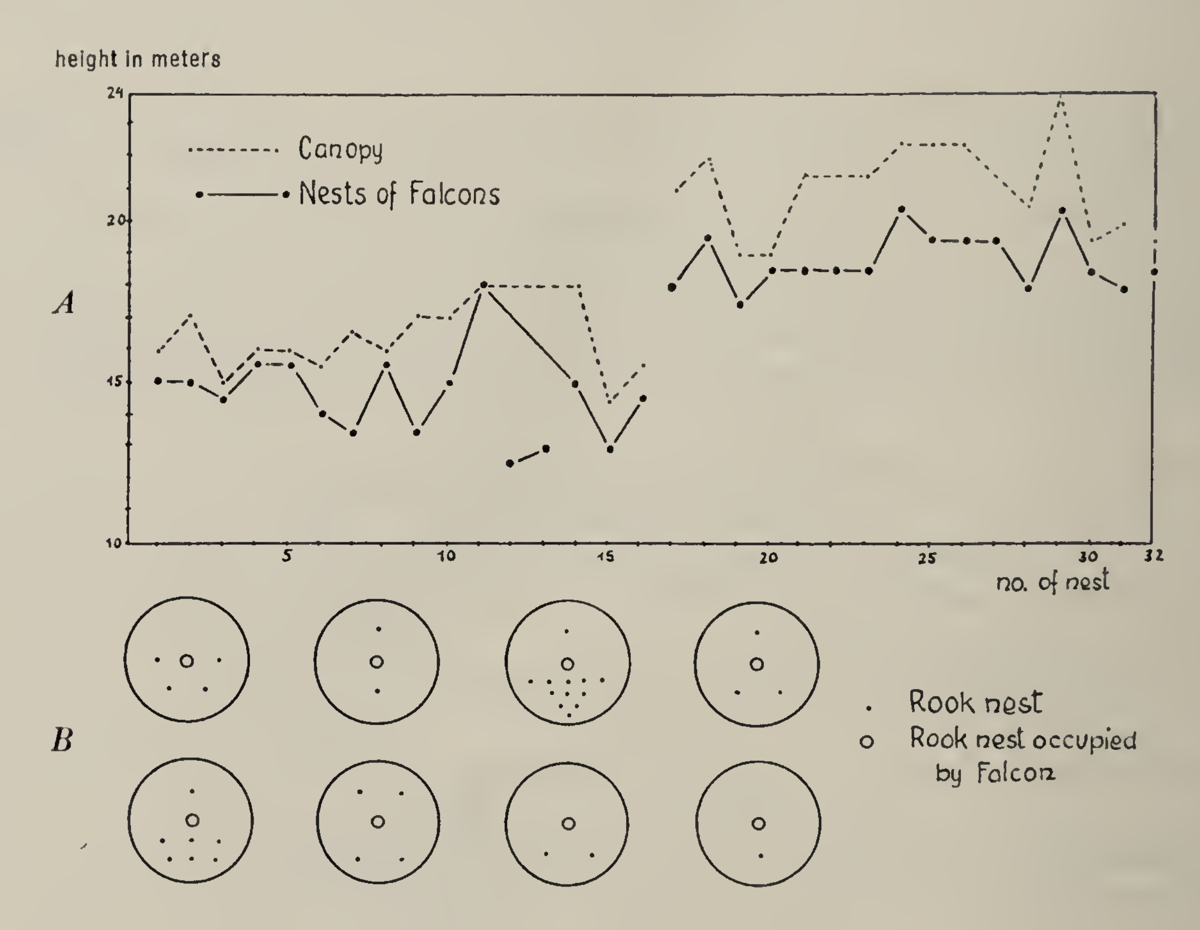


Figure 2. – Altitudinal distribution of the nests occupied by the Falcons in relation to the foliage height of the trees (*A*) and to other Rook nests in the tree (*B*). The great circles represent a vertical section of the crown of the tree.

which were situated at a medium altitude. As the altitudinal dispersal of the Rook nests is uneven between two extreme limits, I have also looked into what situations the medium-high occupied nests were used in relation to the other Rook nests.

Of the 112 Red-legged Falcon nests in the Ohat Forest, and of 2 in a nearby acacia wood, that is of 114 nests, I selected 32 for more thorough continuous investigation. Fourteen of the 32 nests were built on such trees as had other nests besides the occupied ones. The average altitudinal data of the 14 nests show that, if there be more nests on a tree, the Red-legged Falcons preferably occupy the higher ones (Figure 2 B). Altitudinal measurements revealed also that the height of the occupied nests is in some relation to the foliage height of the respective tree (Figure 2 A). Further, I have examined the areal distribution in the rookeries of the nests occupied by the Falcons (Figure 3).

Based on these figures, we may deduce two interesting facts: (1) the numbers of the Red-legged Falcons are independent of the heights or ages of the respective trees which

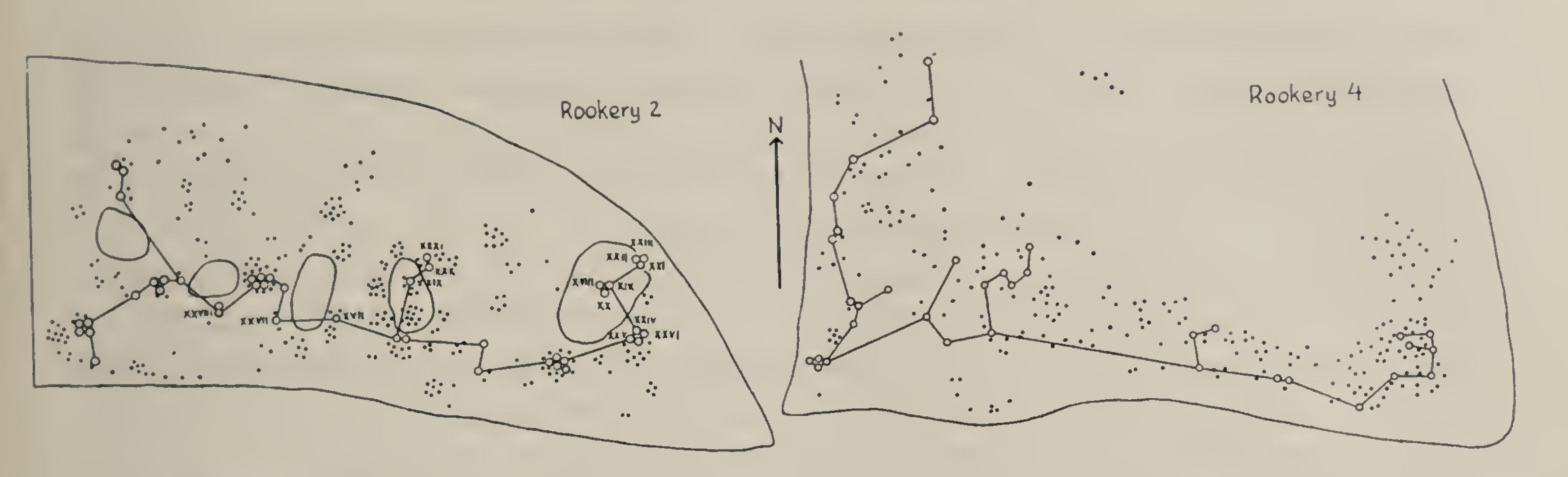


Figure 3. – Distribution of the nests occupied by the Falcons in the rookeries 2 and 4.
o Falcon nests (connected by straight lines), • Rook nests.

also carry the Rook nests, but are in a certain ratio to the number of the nests in the rookeries. This is borne out by Table 1. (2) The Red-legged Falcons try to attain a rather dense aggregation – always, of course, within the range of the existing possibilities – inside a particular rookery.

TABLE I

Serial number of the rookery	Total number of Rook nests	Number of nests occupied by Red-legged Falcons	
1	168	22	13·10 %
2	334	45	13·47 %
3	84	10	11·90 %
4	278	35	12·59 %
Total	864	112	12·96 %

Eggs. – I have examined 65 nests of the 114 under observation in the Ohat Forest to gain some insight into the size of the sets. The 65 nests contained 226 eggs. A nest, therefore, had a 3·48 average. The number of eggs in the clutches had the following distribution:

6 clutches of 2 eggs: 9·23 %
24 clutches of 3 eggs: 36·92 %
33 clutches of 4 eggs: 50·77 %
2 clutches of 5 eggs: 3·08 %

The unusually small size of the average clutch is to be explained by the fact that the Red-legged Falcons of the Ohat Forest were mainly younger birds, proven also by the late incubation-time – clutches becoming complete only after the middle of June – and the large number of females with light underparts. Further, the two clutches of 5 eggs hatched on the 14th and 21th June respectively, therefore the laying of the full clutch corresponded in these two cases to the average in Hungary.

The size of the eggs is, in the majority of cases, in direct relation to the order of their

laying, namely, the egg first laid is the smallest, and the last one is the largest. The coloration of the eggs, or more precisely, the quantity of pigment material is, also in the majority of the cases, in direct relation to the order of laying, – the first-laid egg is the least pigmented, the last one is the most highly colored. These two examinations were done on 29 sets of the series containing 32 clutches.

The average measurements of the eggs in the clutches of the series are the following: 37·04 × 29·57 mm (max. 40·0 × 33·9, min. 33·0 × 25·7 mm). With regard to the pigmentation of the eggs I have only to remark that they are not nearly as richly and variously colored as the eggs of the Kestrel. As the small sets shew generally the weakest pigmentation, we may deduce that younger specimens lay generally paler eggs.

Incubation. – In the main, I have observed that parental duties are shared evenly by the two sexes. The mean incubation time, on the basis of the examined clutch-series, is 23·7 days. The usual incubation time, however, falls between 22 and 23 days, and the enhancement of the mean was caused by one or two indubitably pathological cases of extremely long duration (27 days). Incubation begins after the laying of the first two eggs. Some 28–37 hours elapse between hatching of the individual eggs.

Fledgelings. – The mean of the fledgeling period is, based also on the observation of the nest series, 27 days, varying individually between 26 and 28 days. Regarding parental duty, my experience was that the older birds carry away to greater distances from the nests the empty shells, and, in the first days, excrements and the remnants of food. Food is procured by the male in the first ten days or two weeks, and the female feeds the fledgelings. After ten days the female also takes her part in obtaining food, but in the early morning hours only the male brings it during the whole fledgeling period. The young birds get always killed food. The food of the young bird was observed from close range (2 m) from the tent of the observation turret, and by continuous examination of the nests. In the first part of the fledgeling period the adult Falcons brought chiefly flying juvenile birds, then *Pelobates*, *Lacerta agilis*, and *Tettigonia viridissima*, that is, soft-bodied food. Flying juvenile birds were brought in in greater numbers only if there were no frogs in the vicinity, otherwise bird-food is quite negligible. The Red-legged Falcon therefore does not capture young birds by natural habit but of necessity only, the more so as where there are large frog populations. These are more easily catchable than even poorly flying juvenile birds. With the growth of the young, especially in the second part of the fledgeling period, large, and later even small, Orthoptera appear in the food. Beetles are almost absolutely absent from the food of the young. In the first two weeks not once did a beetle occur in the food. To young near flying-off time the adults sometimes bring one or two larger-bodied beetles, but this does not reach the mean value of one beetle per day per nest even in the last days. In the crops of the dead fledgelings, even of the youngest, I have invariably found small beetles, but these were transported there on *Pelobates* food. This is supported by a large number of dissected *Pelobates*, and the exceedingly large number of these frogs in the diet. The beetles found in the small Red-legged Falcons and those found in the frogs were identical. All of them were very small, such as are never brought in by the parent birds.

It is an important fact that of the frogs only *Pelobates* were given to the fledgelings, though *Hyla arborea* and *Bombinator igneus* were also plentiful in the near vicinity. The

adults carried the food from the nearest neighbourhood of the nest, and this is why the nests were situated on the forest margins, facing either the plain country or the larger clearings.

The food of the old Red-legged Falcons, judged by some shot specimens, consists exclusively of Orthoptera species, chiefly of *Calliptamus italicus*.

Therefore, while the old Red-legged Falcons may be considered useful birds, the fledgelings, especially the very young ones, are rather harmful, while later they are more useful. Taking into account the fledgeling period, the food of the young Red-legged Falcons consists approximatively of 45 % useful, 23 % harmful, and 32 % neutral animals. In short, the fledgeling of the Red-legged Falcon is harmful to the extent of 45 %, and useful or neutral to the extent of 55 %.

Enemies and diseases. – The eggs of the Red-legged Falcons are decimated mainly by the Hooded Crow and the Tawny Owl, whilst the biggest enemy of the fledgelings is the Goshawk. Of external parasites I have found a bird tick (Hippoboscidae) to be the most widely distributed. Besides these, I have observed an eye-disease causing death; this, however, does not occasion a very high mortality rate, as the old birds throw the sick fledgelings out of the nest, thus eliminating the destruction of the others. An experiment done on birds in captivity by putting back a sick fledgeling into the nest proved that the disease is highly infectious and causes death in a few days.

Observations on the nest series proved that 67·6% of all eggs hatched, 24·8% were addled, and 7·6% were destroyed by enemies (Crows, Owls). 45·7% of the hatched young flew off and 54·3% perished, of these 21·9% died as fledgelings (chiefly by Goshawks). It is a curious coincidence that 67·6% of the hatched birds flew off the nests, and that 67·6% of all eggs hatched successfully. Although this exact correspondance down to the last decimal is a coincidence, it is almost certain that the mortality rates of the eggs and fledgelings are approximately identical. Examination of the series shows further that the increase per nest of fledgelings is only 1·6%. This means, for all of the nests, an annual increase of 80% of the whole Falcon population in the Ohat Forest.

Nest-companions and rivals. – The single nest-companion was the Tree-Sparrow. The nests of the Rooks were used occasionally by the Turtle-Dove and the Wood-Pigeon; but these were not real rivals, on account of the large number of available nests.

Nidicol beetles. – Out of the few nests containing eggs and fledgelings, beetles were also collected. An account of these will be published by the coleopterist W. Székessy.

Companion-birds of the forest. – I take into account here such birds only as were nesting together with the Red-legged Falcons in the Ohat Forest. The number of these species was 32, of which 13 were nesting in the part of the forest inhabited by the Falcons, whilst 19 species were nesting elsewhere in the woods.

Departure. – The departure of the Red-legged Falcons was observable from 21 August onwards. By the 25th almost all of them had departed. The migration of the Falcons from more northern regions was observable till 5 September, in the forest and in the plains around it. I saw the last specimens on 14 September.

I must express my thanks here for help in determining various collected insect material to the entomologists W. Székessy, S. Ujhelyi, and Z. Kaszab.

«Zählende» Vögel und Vergleichende Verhaltensforschung

OTTO KOEHLER

Zoologisches Institut der Universität Freiburg im Breisgau

1950 durfte ich in Uppsala zusammenfassend von damals seit 27 Jahren laufenden Arbeiten an Tauben, Wellensittichen, Dohlen, Kolkraben und einem Graupapagei berichten sowie ein paar im Krieg verschont gebliebene «*Zähl*»-Filme vorführen. Schon damals wurde das unbenannte Zählen als Beispiel *unbenannten Denkens* behandelt.

Wie die Vergleichende Verhaltensforschung lehrt, tun zwei Tierarten dasselbe, zum Beispiel trinken, sich kratzen u. a. m., um so verschiedener, je entfernter sie miteinander verwandt sind. Alle Angehörigen einer und derselben Art dagegen tun es auf die gleiche Weise, unbeschadet einer gewissen Variabilität, die ja nirgends im Bereich des Lebendigen fehlt.

Leider vergessen nur allzu viele immer wieder, dass beim Vergleichen nur die tertia comparationis übereinstimmen, während alles andere verschieden sein darf. Der Vergleich ergibt teils Homologien verschiedener Stufen (H. SPEMANN, F. BALTZER), teils Konvergenzen. Herr LEHRMAN wird gewiss nicht bestreiten, dass alle Pinguine Pinguinflügel und alle Wale Walflossen haben; auch darin wird er mir hoffentlich zustimmen, dass beides auf Vererbung beruht, dass beide Organe als Vorderextremitäten von Wirbeltieren einander homolog und zugleich als Schwimmwerkzeuge konvergent sind. Homologien und Konvergenzen miteinander zu verwechseln ist nicht, wie LEHRMAN behauptete, das Grundprinzip der vergleichenden Verhaltensforschung, sondern eine Todsünde wider sie.

Unsere Grundforderung lautet, ererbtes von erworbenem Verhalten zu trennen nach denselben Methoden, die sich in der Genetik und allen anderen Zweigen der Biologie täglich neu bewähren. Und wenn auch die von K. LORENZ begründete Vergleichende Verhaltensforschung erst ganz am Anfang steht (TINBERGEN), so hat sie doch schon heute die volle Erfüllbarkeit dieser Forderung bewiesen. Nach dem bisherigen Stande solcher Forschung sind bei Mensch und Tieren vergleichbar: 1. die Sinne, 2. die Nerven- und Reizphysiologie, 3. die Gangarten (v. HOLST), 4. die Taxien und ihre Verwendung bis hinauf zu Orientierungsleistungen, wie dem Zielfinden von Vögeln und Fischen auf Wanderungen um fast den halben Erdball, 5. die Instinkte als rein angeborene Bewegungsweisen, 6. die zu diesen gehörigen Stimmungen, das heisst, physiologisch verstanden, spezifische Handelnsbereitschaften, 7. die Affekte, die die Endhandlungen stimmungsgerecht ablaufender Instinkte begleiten und auch dem Appetenzverhalten nicht fehlen; zur Angst gehört die Flucht, der Ekel zum Erbrechen, spezifische Gefühle begleiten das Essen, Trinken, Sichpaaren und so fort, 8. die angeborenen Auslösemechanismen (AAMs), früher angeborene Schemata genannt; sie legen die ererbten Variationsbreiten aller Aussensituationen bzw. Schlüsselreize fest, die auch beim noch erfahrungslosen Jungtier die stimmungsgerechte Instinkthandlung auslösen, 9. das Lernvermögen, 10. die Domestizierbarkeit und 11. das unbenannte Denken. Mancher-

orten spricht man fast nur vom 9. Kapitel. Unser heutiges Thema ist das elfte, das unbenannte Denken.

Haben wir alle diese 11 Vermögen mit Tieren gemeinsam, so besitzen wir doch eines, das ihnen allen fehlt, die *Sprache*. Wohl finden wir bei Tieren Vorstufen und Vorbedingungen dazu, nirgends aber sie alle zusammen, daher nirgends Sprache selbst im vollen menschlichen Sinne, das also, was zusammen mit allen tierischen Vorstufen und Vorbedingungen, insbesondere dem unbenannten Denken, es uns allererst möglich macht, sinnvoll zu reden und benannt, das heisst in Worten, zu denken.

Diese unsere Sprache taugt zu ihrem praktischen Gebrauch, zum Beispiel zu sozialer Verständigung, zu dinglich tatsachengetreuem Sichmitteilen, zum Planen gemeinsamen Handelns, zum Fragen, Antworten, Bitten, Befehlen usw., weil sie entstanden ist, indem das Wesen, das dadurch Mensch wurde, Elemente seines unbenannten Denkens benannte, Elemente, die ihrerseits bereits zu einem auf tieferen Stufen vergleichbaren tierischen Gebrauche passten. Ich will hier nur ein paar Belege für tierisches unbenanntes Denken geben, anschliessend in Tübingen den Deutschen Zoologen die Vorstufen und Vorbedingungen menschlicher Sprache und Musik bei Tieren aufzählen, den Anthropologen in Münster etwas von der Entwicklungsgeschichte des Sprechens beim Menschenkinde berichten und endlich in Paris auf Professor GRASSÉS Instinktkolloquium diese drei Themen, soweit möglich, zusammenfassen.

Bisher haben Geisteswissenschaftler die Frage nach dem Ursprung der Sprache ohne Rücksicht auf Naturwissenschaften behandelt. HERDERS Frage: «Was fehlet dem menschenähnlichsten Thiere (dem Affen), dass er kein Mensch ward?» haben sie auf hunderterlei verschiedene, stets vorwegnehmende Weisen beantwortet, ohne die Tiere selbst zu hören; DARWIN, die vorgeschichtlichen Funde und die vergleichende Verhaltensforschung haben in dieser Frage noch nicht ernstlich mitsprechen dürfen und werden es solange nicht, wie die Grenzwächter hüben und drüben jedes Gespräch über die Grenze hinweg als Verrat an der eigenen Sache brandmarken. Auch wir verdammen natürlich die *μετάβασις εἰς ἄλλο γένος*, verdeutschen sie aber nicht mit Sprechverbot, sondern verbieten die Sprachverwirrung: Ein jeder soll die Sprache seines Faches rein und unvermischt reden, aber, soweit er kann, zugleich auch die Sprachen der Nachbarfächer zu lernen versuchen und sich mit deren Vertretern über Fragen unterhalten, welche sie alle gemeinsam angehen. Das wird möglich sein, wenn nur geduldig genug und nur von Sachkennern gedolmetscht wird. Die zu achtenden Grenzen liegen nämlich nicht in der Ebene der Tatsachen des gemeinsam zu Erforschenden, sondern allein zwischen den Methoden des Forschens und den ihnen zugehörigen Sprachen. Je mehr Methoden aber und je verschiedenere wir zugleich auf dieselbe Frage anwenden können, um so besser wird sie sich klären lassen.

Der nächstliegende Vorwurf gegen unseren Terminus des unbenannten Denkens, das wir Menschen mit Tieren gemeinsam haben, ist der des Anthropomorphismus; dagegen will ich mich kurz verwahren. Könnte ich auch nur 5 Minuten Kolkrabe sein und zugleich ich selbst bleiben, so wäre ich *der* Vogelpsychologe aller Zeiten. Leider ist das gänzlich unmöglich; sogar alle meine Psychologie, die ich als Säugling erlebte, habe ich restlos vergessen und kann sie, genau wie die von Tieren, bloss aus der Beobachtung des Verhaltens anderer erschliessen, das ich Schritt für Schritt unter ständiger Tatsachenkontrolle so sparsam wie immer möglich deute. Nur die Psychologie des Psychologen selbst, vorausgesetzt, dass er nichts verdrängt, nichts vergisst und so ehrlich wie Sokrates ist, verdient ihren Namen in Strenge. Aber seine Psychologie aller anderen Lebewesen unterliegt grundsätzlich denselben Fehlerquellen wie die seiner eigenen Jugendzeit, von der er wenig oder nichts behalten hat, und ist trotzdem weit besser als nichts, vielmehr, soweit es sich um Menschen handelt, eine allgemein anerkannte Wissenschaft; mit Recht, denn manche Voraussagen, die sie macht, erfüllen sich, und in der sogenannten Tierpsychologie, wofern sie vergleichende Verhaltensforschung ist, wohl mindestens ebenso viele.

Was also spricht für tierisches unbenanntes Denken?

Jener von O. HEINROTH beobachtete Schwan, der sein gründelndes Weibchen hackte, hielt sofort inne, als sie den Kopf aus dem Wasser zog und ihm ihr Gesicht wies; das Sandregenpfeifermännchen, das im Frühjahr allein auf dem Balzplatz eintrifft und dort gut 8 Tage lang mit immer neuen Weibchen tanzt, hat von dem Augenblick an, da seine Frau vom Vorjahr dort eintrifft, Augen nur noch für sie. Beide haben sich damals persönlich kennengelernt und erkennen sich nach acht getrennt verlebten Wintermonaten sofort wieder. Auch den Weg von der Winterherberge in Tunis zum Balzplatz in Pillkoppen haben sie behalten und ebenso ihr vorjähriges Revier bei km 59,5 des eintönigen Ostseestrandes auf der Kurischen Nehrung (LAVEN). Etwas Entsprechendes nennen wir bei uns selbst *Vorstellungen*[1], wie «meine Frau», «mein Heim», nur haben die Tiere keine Namen dafür.

Anders als der alte Brutvogel, der vier Jahre nacheinander dasselbe Revier wiederfand und besetzte, will der Einjährige, erstmals Heimkehrende nicht genau dort brüten, wo er aus dem Ei schlüpfte. Ihm sagt sein AAM, an Salzwasser auf Seesand ist's gut sein; andere AAMs sagen ihm, dass er dort nur gegen männliche Artgenossen kämpfen und solche, die weibliches Brunstverhalten zeigen, anbalzen muss. Man ist versucht, subjektive Korrelate solcher AAMs, in die noch nichts Spezielles hineingelernt wurde, als «ererbte *Begriffe*»[1] zu bezeichnen. In den Geisteswissenschaften war von Verwandtem unter mancherlei Namen die Rede. Der Bogen umspannt so Verschiedenes, wie KANTS Kategorien und C. G. JUNGS Archetypen (vgl. POKORNY). Der AAM bestimmt die ererbte Variationsbreite dessen, was Revier bzw. was Gatte werden könnte; wenn sich JUNG an seine Definition des Archetypus als «ererbte Möglichkeit des Vorstellens» (POKORNY, S. 186, vorletzte Zeile) gehalten hätte, könnte man gut miteinander reden. Weiterhin verdichten dann Lernvorgänge den allgemeinen «Begriff» Revier bzw. Gatte zur einmaligen, unverwechselbaren Vorstellung eben dieses jetzt und hier besetzten Reviers bzw. des persönlich bekannten Gatten. – Je höher das Tier, um so zahlreichere weitere unbenannte Begriffe mag es im Laufe seines Lebens durch Lernen erwerben. Von solchen ist unten, Seite 591–595, die Rede.

Unbenannten *Urteilen* begegnen wir bei höheren Tieren immer und immer wieder. Wer sich an der Wegkreuzung zögernd entscheidet, wer dieses aufpickt und jenes liegen lässt, wer den Wurm nicht hinunterschluckt, sondern damit zum Neste fliegt und ihn an die Jungen verfüttert, wer diesseits der Reviergrenze sich tapfer verteidigt, jenseits aber vor demselben Gegner feige flieht, der sieht aus wie einer, der unbenannt urteilt. Legt man der brütenden Sandregenpfeiferin ein totes Ei mit angebrochener Schale ins Nest, so streiten Brut- und Nahrungstrieb aufs anschaulichste miteinander. Der Vogel

[1] Das klingt dem Ethologen befremdlich, da es ja keine AAMs von Dingen gibt, sondern für jede der vielen verschiedenen Handlungen, die das Tier an demselben Ding auszuführen hat, gibt es einen besonderen AAM. Von all den Schlüsselreizen, die das ♀ sendet, lösen beim Jungen die einen das Nachfolgen aus, andere das Unterschlüpfen, dritte das Sichducken; ist das Junge zum Männchen herangewachsen, lösen vierte die Balz, fünfte die Paarung, sechste das Ablösen bei der Brut aus usw., usw., alles gemäss verschiedenen AAMs. Wir können gewiss nicht sicher behaupten, dass dies Weibchen seiner Familie mehr bedeutet als ein paar Dutzend Kumpane für ebensoviele Tätigkeiten; aber je zahlreichere Tätigkeiten es auslöst und je persönlichere Merkmale dazu unentbehrlich werden, um so näher mögen seine Kinder und ihr Mann dem kommen, was wir bei uns eine dinghafte Vorstellung von ihrer Person nennen würden.

wird von dem winzigen Fleckchen sichtbaren Eigelbs gleichsam magisch angezogen, aber immer wieder weicht er auf halbem Wege zurück. Endlich schiesst er darauf zu, hackt hinein, und schon stürmt er, mit vollem Schnabel, wie von Furien gehetzt davon. Jedesmal sieht es in Einzelheiten anders aus, aber immer ist am Ende das ganze tote Ei vertilgt (KOEHLER, 1940). – Wer vollends WOLFGANG KÖHLERS Schilderungen (1921) vom einsichtigen Handeln seiner Schimpansen liest oder selbst Ähnliches sehen durfte, der wird beim Anblick ihrer so deutlich sich manifestierenden Entdeckerfreude keinen Augenblick daran zweifeln, dass ihnen die Lösung *eingefallen* ist.

Solchen Besitz unbenannter Einfälle, unbenannter Vorstellungen, Begriffe und Urteile, solches Erleben von Affekten sowie ihrer aller Zusammenspiel nenne ich tierisches unbenanntes Denken. Und auch wir denken ganz zweifellos unbenannt; nur pflegen wir es zu übersehen, weil dem unser benanntes Denken auf dem Fusse folgt und uns dies erst ermöglicht, den unbenannten Einfall mitzuteilen. Jeder menschliche Erfinder hat sein Aha-Erlebnis bereits beim noch unbenannten Einfall. Lässt sich der hinterdrein recht wider Erwarten nicht in Worte fassen, so hat sich der «Erfinder» wieder einmal zu früh gefreut.

Im folgenden sollen zwei Beispiele den *Erwerb* unbenannter Begriffe belegen.

WERNER DINGERS Hausmäuse lernten, ein 725 cm langes Hochlabyrinth unter Vermeidung von 21 Blindgassen fehlerfrei zu durchlaufen (Filmvorführung). Er setzte sie ohne Richtungsangabe auf den Startpunkt. War die Maus dann am niemals beköderten Zielpunkt angelangt, so streckte er ihr einen Holzlöffel dorthin entgegen; den bestieg sie und liess sich darauf nach Hause tragen. Als alleiniger Lernantrieb wirkte also das Bestreben, möglichst rasch aus dem schon durch seine Höhe unheimlichen Labyrinth – eine einmal hinuntergefallene Maus fällt nie wieder – ins sichere Heim und zum Futternapf zu kommen. Auf jedem geraden Wegstück vor einer T-Stelle stand ein Fall*türchen*, das nur zielwärts aufging und somit die Maus verhinderte, startwärts zurückzulaufen. Als die Mäuse keine Fehler mehr machten, nahm DINGER ein Türchen nach dem andern fort; jedesmal stieg daraufhin die Fehlerzahl ein wenig an, aber nur für kurze Zeit, und endlich waren, auch ganz ohne Türchen, alle Läufe wieder fehlerfrei. – Nun setzt jede irgendwo im Unbekannten ausgesetzte Maus auf ihren Erkundungsgängen *Harntröpfchen* ab, die sie in ihrer Spur als duftender Ariadnefaden sicher zum Ausgangsort zurückführen. Je besser das Labyrinth erlernt wird, um so dichter häufen sich also die Tröpfchen auf dem richtigen, kürzesten Wege zum Ziel und werden so zu einem vortrefflichen Wegweiser. Tatsächlich stiegen die Fehlerzahlen katastrophal, als plötzlich das ganze türchenlose Labyrinth nach jedem Lauf zuverlässig von allen Duftspuren befreit wurde. Aber auch dieser Rückschlag wurde bald überwunden. – Eine dritte äussere Hilfe dürften den Mäusen die *Geräusche* aus den Käfigen der Artgenossen, sonstige Geräusche und die Echos an den Zimmerwänden gewesen sein. DINGER machte sie unwirksam, indem er das Labyrinth auf seiner horizontalen Unterlage aus im Quadratraster ausgespannten feinen Drähten nach jedem Lauf derart drehte, dass die Verbindungslinie vom Start zum Ziel in immer neue Richtungen wies. Da wuchsen die Fehlerzahlen zum drittenmal, aber nach im ganzen 3 Monaten liefen sehende *und blinde* Mäuse im türchenlosen, nach jedem Lauf desodorisierten und gedrehten Labyrinth so gut wie fehlerfrei. – Sollten wir keine weiteren «falschen Schlüssel» übersehen haben, so blieb jetzt als Führungsprinzip nur noch die *Kinästhetik* übrig, die auch uns, während wir an ganz andere Dinge denken, altvertraute Wege führt. Nach hinreichender Übung auf Musikinstrumenten oder der Schreibmaschine hat man die Griffe «in den Fingern». Aber dem Bratscher, der sein Instrument beherrscht, nützt sein Wissen, dass man die Saite zum Beispiel auf die Hälfte verkürzen muss, um die Oktave zu erhalten, auf dem Cello nicht einen Deut; er wird fürchterlich danebengreifen und muss ganz von vorn zu üben beginnen, fast als hätte er nie zuvor ein anderes Streichinstrument gespielt. DINGERS Mäuse dagegen liefen nahezu fehlerfrei, als er ihnen plötzlich ihr Labyrinth im Maßstab 2:1 *vergrössert* darbot. Ihr anfängliches Zögern auf halber Strecke – dort, wo im Dressurlabyrinth die Ecke gewesen war – zeigt, dass sie die Veränderung sehr wohl bemerkten, dass also auch Kinästhetik ein vierter falscher Schlüssel war. Aber sie konnten,

im Gegensatz zu uns auf jenen Instrumenten, auch davon absehen; denn sie brauchten kaum umzulernen. Auch wenn DINGER das Dressurlabyrinth derart verzerrte, dass alle dort rechten Winkel teils *spitz*, teils *stumpf* waren, nämlich 45 und 135° bzw. 135 und 45°, brauchten die Mäuse nicht neu zu lernen, und auch die Blinden schnitten die spitzen Winkel ab, anstatt sie auszulaufen; sie traten frei über den Abgrund. Ja selbst als man ihnen das Dressurlabyrinth in sein *Spiegelbild* umbaute, suchten sie zwar beim ersten Betreten an den ersten Ecken, die jetzt verkehrt herum standen, auf der nun falschen Seite, die vordem die richtige gewesen war; dann aber «fiel der Groschen», und sie durcheilten das neue Labyrinth so sicher wie das alte.

HEIMBURGERS Mäuse haben sich keineswegs alle so rasch umgestellt wie DINGERS. Doch auch seine Versuche zeigen deutlich, dass Mäuse neben all den genannten äusseren Reizen und der Kinästhetik ein weiteres Führungsprinzip haben müssen: sie haben nämlich die *Gestalt* (W. KÖHLER, 1929) des kürzesten zum Ziel führenden Weges im Dressurlabyrinth erlernt; und dieses innere Abbild lässt sich, ebenso wie unsere Schriftzeichen, in andere Maßstäbe, andere Winkel und ins Spiegelbild übertragen. – Im Freiland legen Mäuse selbst Labyrinthe an, wie es zum Beispiel ihre Gangsysteme unter dem Schnee zeigen; und auch sonst dürfte bei ihnen mnemotaktisches Wegfinden nach der erlernten Abfolge bestimmter Wegmarken seine Rolle spielen. Um den einmal erlernten Hinweg zurückzufinden, muss man diese Erinnerungsmelodie rückwärts lesen und sie zugleich ins Spiegelbild versetzen.

Weitere zahlreiche Beispiele für das Erwerben unbenannter Begriffe liefern die «Zähl»-Versuche; diejenigen aus Königsberg wurden schon in Uppsala bekanntgegeben (KOEHLER, 1942, 1951). Sie hatten zwei Vermögen nachgewiesen, erstens das *simultane*, «*Anzahlen zu sehen*», zweitens das *sukzessive*, «*Anzahlen abzuhandeln*». Es «zählten» – die Anführungsstriche bedeuten, dass es stets nur unbenannt geschah – auf beiderlei Weise, simultan wie sukzessiv, Tauben bis sicher zur 5, Wellensittiche und Dohlen bis zur 6, Kolkraben und ein Graupapagei bis zur 7 und ebenso *simultan* der Mensch, wenn er es unbenannt tun musste (KOEHLER, 1943). Die obere Grenze seines sukzessiven unbenannten Zählens ist beim Erwachsenen kaum sicher feststellbar, weil er doch immer in Zahlworten mitzählt, auch wenn er sich noch so sehr bemüht, es zu unterlassen. SCHIEMANN hat für einen Fall, wo dies, allerdings nach einer kaum zu wiederholenden Methode, nahezu gelungen sein dürfte, als obere Grenze die 7 angegeben, FRIES, die mit noch nicht zählenden kleinen Kindern arbeitete, gibt als nur ausnahmsweise erreichten Höchstwert die 6 an.

Inzwischen aber hat E. KÜHNS Rhesusaffe die Zweifachwahl von 13:12 Punkten mit 77, ja 14:13 mit 67 ± 3,3 Prozenten richtiger Wahlen gemeistert, und KÜHN zitiert, dass BINETS kleine Kinder gar 18 von 17 Geldstücken auf einen Blick unterschieden hätten. E. BECKERS erwachsene Versuchspersonen stiegen zur sicheren Lösung von 14:13 auf, und einige konnten durch folgerichtiges *Üben* gar 16:15 bewältigen. Aber die 15:14, die sie zuvor schon gekonnt hatten, mussten sie nun, als man ihnen diese Aufgabe zum zweitenmal bot, *neu üben*, genau so wie unsere Vögel, die, wenn man ihnen immer nur eine Aufgabe zur gleichen Zeit bot, über der neuen, an der sie lernten, die alte vergassen, die sie vorher gekonnt hatten.

Aber diese Ergebnisse mit Zahlen, die weit oberhalb der von mir genannten liegen, sind mit diesen nicht zu vergleichen. Auch meine Versuchspersonen von 1943 haben mit Gruppen aus bis 11 unter sich *gleich* grossen Punkten höhere Grenzzahlen erreicht, und bei allen im letzten Absatz genannten Versuchen waren ausschliesslich gleich grosse Punkte geboten. Bei ihnen ist die Flächensumme ein wichtiges Hilfsmittel zur Unterscheidung. 18 Pfennige zeigen mehr Kupferfarbe als deren 17. Schaltete man auch diesen falschen Schlüssel aus, indem man zu *verschieden* geformten, verschieden gelagerten und verschieden grossen Punkten überging (KOEHLER, 1943, S. 698, Abb. 20), so leisteten meine 100 Versuchsper-

sonen nicht mehr als die bestlernenden Tiere. Nur bei so extrem verschieden gestalteten «Punkten» kann man von Simultanunterscheidung «*allein* nach der gesehenen Anzahl» sprechen, und nur davon wollte ich bei jener Formulierung reden.

Zudem leisteten die Menschen, denen ich diese Wiederholung des letzten Kolkrabenversuchs antrug, nicht Zweifachwahlen, sondern Wahl nach Muster, das heisst, sie mussten in anderthalb Sekunden 6 Punktgruppen überblicken und sie allein nach der gesehenen Anzahl (wie in Abb. 20) miteinander vergleichen. Einen weiteren Vorteil gibt dem Menschen sein *Üben* einer bestimmten Aufgabe (Becker). Ihm sagt die sprachliche Anweisung unmissverständlich und unvergesslich, was er tun soll, zum Beispiel die jeweils grösste oder die einzige dem Muster gleiche oder die einzig andere unter sonst lauter gleichen Anzahlen wählen. So kann er vom ersten Versuch an ausschliesslich die Technik eben dieser einen Unterscheidung üben, die ihm gerade abverlangt wird. Das Versuchstier aber muss erraten, was wir von ihm wollen, was sehr lange dauern kann, und hat es das Prinzip endlich «erfasst», so kann es ihm immer noch wieder einmal entgleiten, gerade so wie Kindern auch, die die Lösung praktisch bereits gefunden, aber noch nicht sprachlich formuliert hatten (Koehler, 1943, Kind B. B., S. 686, und E. K., S. 687). Gewiss müssen wir alle Aufgaben mit den Versuchstieren üben; aber wie viele von allen Versuchen nur dazu dienen, dem Tier «verständlich» zu machen, was es tun soll, und wie viele ihm dann noch übrigbleiben, um lediglich seine Technik zu verbessern, das muss beim Tier ganz offenbleiben. Auch fehlt ihm der Ehrgeiz, der Rekordwunsch der «guten» Versuchsperson.

Inzwischen hat P. Löglers Graupapagei den Sukzessivrekord gebrochen, indem er an der Schälchenreihe bei wechselnder Verteilung der Köder auf 8 gehandelt hat.

Wie zuvor bei den Mäusen, so wirken auch in den «Zähl»-Versuchen die *Umstellungen* besonders eindrucksvoll, wenn das Versuchstier das Erlernte spontan, ohne neu üben zu müssen, fehlerfrei auf eine neue Versuchsanordnung überträgt.

Schiemanns Dohle, die gelernt hatte, den Deckel mit 3 Punkten abzuheben, den mit 4 Punkten aber liegen zu lassen (Koehler, 1941, S. 205 a, b, Abb. 3), stand unverhofft 2 Deckeln gegenüber, auf denen statt der Punkte 3 bzw. 4 lebende Mehlwürmer zu sehen waren (c). Sie erschrak heftig, wagte sich lange nicht heran, ging endlich doch herzu, pickte die 3 Mehlwürmer auf und liess die 4 liegen. – Als der Kolkrabe Jakob 3 bis 7 Punkte jeweils in derselben Anordnung wie auf Dominosteinen zu unterscheiden gelernt hatte, gewöhnte er sich rasch an den plötzlichen Wegfall dieser Figurenhilfe; als ich ihm endlich ebenso verschiedene Punkte bot, wie oben für die Menschenversuche besprochen (1943, Abb. 15, S. 650), sank seine Leistung nicht. Er «abstrahierte» also auf der Stelle von der geradezu astronomischen Variabilität der Figuren, welche von Versuch zu Versuch wechselten, ganz gewiss ohne dass sich auch nur eine einzige wiederholt hätte. Dagegen hat E. Kühns Rhesus, der später an gleichgrossen Punkten alle Rekorde brach, vorher in nicht weniger als 6000 Versuchen nicht einmal auf 3 zu «zählen» gelernt, solange man ihm jede Figurenkombination immer je zehnmal nacheinander bot, statt nach jedem Versuch zu wechseln. Je radikaler man das variiert, was das Tier nicht erfassen soll, um so besser sieht es davon ab. Jakob hat ganz gewiss allein nach der gesehenen Anzahl gewählt; es blieb ihm schlechterdings nichts anderes übrig und war zum einen Teil nur das Verdienst der Versuchsanordnung, die sich ein Mitteleuropäer ausgedacht hatte. Dagegen sind die Zahlworte in vielen sonst höchstentwickelten Sprachen primitiver Völker nach Cassirer (S. 184–193) weniger objektunabhängig als das unbenannte Zählen der besagten Schiemannschen Dohle und des Kolkraben Jakob. Der Moanu-Insulaner hat «für Kokosnüsse oder Menschen, Geister oder Tiere oder Bäume, Kanus und Dörfer oder Häuser oder Stangen oder Pflanzungen je eine andere Zahlenreihe von 1 bis 9» (a. a. O., S. 193).

Auch beim zweiten Vermögen wurden die verschiedensten Darbietungsformen angewandt. Sehr oft lernen die Vögel völlig straffrei, also in reiner Selbstdressur, zum Beispiel an der Schälchenreihe, und es geschah das Erdenkliche, um ihnen sämtliche falschen Schlüssel, vor allem die Rhythmushilfe, zu nehmen.

Demnach können diese Tiere also unbenannt zählen, simultan wie sukzessiv, anscheinend ungefähr ebensoweit, wie auch wir unbenannt zählen. Die weitere Aufgabe nun, beide Vermögen miteinander zu verbinden, das heisst, erstens *gesehene Anzahlen abzuhandeln*, zum Beispiel stets so viele Kirschen abzupflücken, wie mir einer durch Fingerheben erlaubt, zweitens *abgehandelte Anzahlen zu sehen*, zum Beispiel indem ich, wenn man rund um mich herum Gruppen von 1, 2, 3... bis 10 Punkten auslegt, immer auf die Gruppe zeige, die so viele Punkte hat, wie ich gerade Kirschen abgepflückt habe, ist für den benannt und objektunabhängig Zählenden völlig banal, denn sein Zahlwort passt ebensogut auf Simultanes wie Sukzessives. Dagegen gibt es wohl nichts Sinnliches, was die gesehene und die ihr gleiche abgehandelte Anzahl gemeinsam hätten, zum Beispiel 4 Finger der erhobenen Hand und die 4 Kirschen am Baum, die ich abpflücken darf. Würde ein Tier die beiden soeben genannten Kombinationsaufgaben in ihrer allgemeinen Form ebenso sicher und beliebig oft lösen, wie jedes zählende Kind es tut, sobald es den Sinn meiner Aufforderung dazu verstanden hat, so würde ich einräumen müssen, dass dieses Wundertier auf irgendeine rätselhafte Weise benannt zähle, also in dieser Hinsicht ein Mensch zu werden im Begriffe sei. Das ist denn auch bisher niemals geschehen. Wohl aber haben Tiere einzelne solche Verschränkungen in beiden Richtungen überraschend gut erlernt.

Gesehene Anzahlen abzuhandeln, das heisst die Simultan-Sukzessiv-Verschränkung, erlernte eine Dohle (SCHIEMANN, S. 333, Abb. 13), die aus einem Kreis von Mehlwürmern 2 herauspickte, wenn in seiner Mitte zwei Punkte zu sehen waren, und beim Anblick von 4 Punkten 4 Mehlwürmer; ferner H. BRAUNS Amazone (Film), die an einer Punktgruppe vorbei zu einer Reihe von zugedeckten Schälchen ging. Waren es 2 Punkte gewesen (BRAUN, S. 50, Abb. 5), dann hob der Papagei solange Deckel ab, bis er 2 Köder gefunden hatte, die in ständig wechselnder Anordnung auf die Schälchen verteilt wurden; war er an 3 Punkten vorübergegangen, so hob er Deckel ab, bis er 3 Köder gefunden hatte, kurz gesagt, «er handelte auf 3 Köder».

Abgehandelte Anzahlen zu sehen, das heisst Sukzessiv-Simultan-Verschränkungen, haben M. HASSMANNS Eichhörnchen und noch besser BRAUNS Amazone gelernt. Geboten waren 5 Näpfe mit 1, 2, 3, 5 bzw. 7 Punkten auf den Deckeln und ein Deckel am Boden, auf welchem abwechselnd 1 Korn oder 2 (BRAUN, S. 66, Abb. 12), 3, 5 oder 7 Körner lagen. Diese Anzahl «Musterköder» ass die Amazone auf und öffnete danach meist nur den Napf, der ebenso viele Punkte auf dem Deckel trug, wie sie Körner gegessen hatte. Der Einwand, sie hätte deren Anzahl simultan als Gruppe gesehen, ehe sie sie verzehrte, also einfach in Simultan-Simultan-Verschränkung eine Musterwahl erlernt, ist unwahrscheinlich und nicht auf den folgenden Versuch anwendbar. Eine Elster (SAUTER, S. 281, Abb. 17; Film), die eine Schälchenreihe immer ganz aufdeckte, fand darin manchmal 7, manchmal 3 Köder in ständig wechselnder Verteilung. Danach ging sie zu 4 hinter der Reihe stehenden Näpfen mit 1, 3, 5 bzw. 7 Deckelpunkten und hob dort den Deckel mit soviel Punkten ab, wie sie zuvor Köder gefunden hatte.

Als Gegenstück zu der schon oben als Simultan-Simultan-Verschränkung gekennzeichneten Musterwahl, die bei Dohlen, Kolkraben, Amazonen, Graupapagei, Elster und Eichhörnchen glückte, kann man Hassmanns Versuch an Eichhörnchen werten, die «*einzig andere*» Anzahl zu wählen (Film). Denn wenn bei der Musterwahl von 5 verschieden bepunkteten Näpfen der zu öffnen war, welcher *allein* die der Musterpunktzahl *gleiche* Zahl von Punkten trug, so öffnete dies Eichhörnchen von 5 Näpfen den, der *allein* eine *andere* Punktzahl als die vier übrigen aufwies, die alle gleich viel Punkte auf ihren Deckeln hatten. Bot man zum Beispiel im einen Versuch die 5 Punktzahlen 44434, im nächsten 43333 (Hassmann, S. 314, Abb. 8), im folgenden 65666 usw., dann sollte das Eichhörnchen im ersten Versuch den Deckel mit 3 Punkten abheben, im nächsten den mit 4, im folgenden den mit 5 Punkten usw. Alle 42 möglichen Kombinationen aus 0 bis 6 Punkten wurden in vorbestimmtem Wechsel durcheinander geboten und keine besonders geübt. Hassmanns Abbildung 7, Seite 314, zeigt das statistisch sichere Ergebnis insgesamt und für jede einzelne Kombination. Einem Graupapagei gelang die Successiv-Successiv-Verschränkung, *abgehörte* Anzahlen abzuhandeln. Wenn 2 Pfiffe ertönten, während das Tier zur Schälchenreihe ging, so hob es dort Deckel bis auf 2 Köder ab, nach 3 Pfiffen handelte es auf 3, nach 4 Pfiffen auf 4. Jedes der drei Pfeifsignale hatte 33 rhythmisch äusserst verschiedene Formen, die im vorbestimmten Wechsel durcheinander geboten wurden (Braun, S. 80, Abb. 17). Unsereins musste haarscharf achtgeben, um aus diesem Wirrwarr der Rhythmen «allein die Anzahl» der Laute herauszuhören.

Ich hätte zum voraus nicht geglaubt, dass so viele Kombinationsaufgaben glücken würden. Aber nochmals sei betont, dass die meisten dieser Ergebnisse schrittweise aufgebaut werden mussten. So begann Braun mit einer Doppeldressur des Graupapageis auf abwechselnd 2 und 3 Pfiffe. Dann folgte die Doppelaufgabe, abwechselnd auf 3 und 4 Pfiffe richtig zu handeln, und erst danach die volle Dreifachaufgabe mit Zweier-, Dreier- und Viererpfiffen im Wechsel nach Abbildung 17. Als der Jako das konnte, hat Fräulein Braun nicht versucht, ob er nun auf einen Pfiff hin nur einen Köder suchen würde und auf 5 Pfiffe 5 Köder und so fort bis zur 7. Auch haben wir noch nicht versucht festzustellen, ob Papageien leichter lernen, nach 2 Pfiffen auf 2 zu handeln und nach 3 Pfiffen auf 3 usw., als umgekehrt zum Beispiel 2 Pfiffe mit dem Handeln auf 3 zu verknüpfen und 4 Pfiffe mit dem Handeln auf 3.

Von der allgemeinen Lösung der Kombinationsaufgaben – natürlich in den Grenzen des betreffenden «Zähl»-Vermögens – sind diese Tiere also noch weit entfernt. Wesentlich besser sieht es damit bei den Verschränkungen innerhalb des gleichen Vermögens aus, so wenigstens bei den Musterwahlen und dem Wählen des Einzig-Anderen. Abermals lehrt ein Blick in die Vergleichende Sprachwissenschaft, dass auch die Menschen mit den Simultan-Sukzessiv-Verschränkungen es besonders schwer haben. So sagt Cassirer, Seite 187/88, dass die Eweer nur sukzessiv an den Fingern und Zehen zählen. Bei den Bakairi «misslang auch der einfachste Zählversuch», wenn zum Beispiel nur 3 Maiskörner in der Hand lagen, die der Bakairi nicht betasten durfte. Er konnte offenbar keine gesehene Anzahl benennen, ohne sie abzuhandeln, ein Satz, dessen Sinn man auf Eweisch oder Bakairisch nicht wiedergeben könnte. – Auch in der Vorschule benützt man bei uns wohl vorwiegend die Sukzessivmethode, um die Sechsjährigen

zählen zu lehren. LAYS Vorschlag (1898), gesehene Mengen hinzuzunehmen, hat sich offenbar nicht allgemein durchsetzen können.

Menschliches Abzählen von gleich welchen Objekten setzt voraus: erstens eine bestimmte Symbolreihe, zum Beispiel bei den Eweern die Finger beider in Supinationsstellung nebeneinanderliegender Hände von links nach rechts, dann ebenso die Zehen, oder objektabhängige Zahlwörter wie bei den Moanu-Insulanern (vgl. oben, S. 593) oder endlich objektunabhängige feste Wortreihen wie die Abzählverse unserer Kinder, oder endlich die Zahlen 1, 2, 3, ...; zweitens das eindeutige Zuordnen jedes Mengengliedes zu je einem Symbol; drittens dass man dabei die Reihenfolge der Symbole einhält, kein Mengenglied auslässt und keines doppelt zählt. Unsere kleinen Kinder kommen sehr verschieden dazu. Manche fliegt es nur so an, und sie erfüllen alle drei Voraussetzungen zugleich, zum Beispiel jene Vierjährige, die ohne Gebrauchsanweisung die Zahlennamen 1 bis 8 aufzusagen und die Ziffern zu lesen gelernt hatte, ohne dass die Mutter es wusste, und diese beim Anblick der nahenden Strassenbahn der Linie 3 mit folgendem Ausspruch überraschte: «Da kommt die 3 und hat 3 Wagen; das passt zu dem, was sie ist». Andere Kinder, darunter vielleicht ein späterer grosser Mathematiker, was für jenes Mädchen nicht zutrifft, lernen genau so gut 1, 2, 3, ... zu sagen, aber das Zuordnen will nicht glücken, oder sie werfen bereits Gezähltes und noch Ungezähltes durcheinander usw. Hier gibt es alle Übergänge bis zu den Hilfsschulkindern, und bei diesen wiederum verlängert sich die Reihe bis zur völligen Hoffnungslosigkeit. In solchen Schulen verwendet man zum Beispiel ein Lochbrett mit den Ziffern neben den Löchern, wirft 3 Stäbchen auf den Tisch, deren Anzahl das Kind ebensowenig sieht wie der Bakairi die der 3 Maiskörner, und lässt sie das Kind eines nach dem andern in die numerierten Löcher stecken, wobei Ordnungsfehler mechanisch ausgeschlossen sind. Aber von da bis zum Abzählen von Beliebigem, das man nicht in die Brettlöcher stecken kann, ist ein weiter, für manche endloser Weg. Einige unserer Lehrmethoden für Tiere haben sich auch bei manchen Hilfsschulkindern bewährt.

Bei unseren Tieren aber setze ich, wie gesagt, nichts von alledem voraus, was auf Benennen abzielt. Immer noch versuche ich mit der bescheidenen Annahme auszukommen, sie zählten lediglich unbenannt. Dazu brauchen sie im Simultanbereich, im Sehen von Anzahlen, nur den anschaulichen Begriff Mehr bzw. Weniger zu bilden und im Sukzessiven, für das Abhandeln, gleich welches Symbol für den Einer zu benützen und es so oft zu wiederholen, wie die Zahl es fordert, zum Beispiel für 1 einmal nicken, für 2 zweimal usw., sei es ins Reine als wirkliches Picken oder nur intendiert, wie die Taube im Film gegen das erste verbotene Korn oder SCHIEMANNS Dohle, die an der Schälchenreihe bei der Verteilung 1, 2, 1, –, 1 auf 5 handeln sollte, nach Öffnen der drei ersten Schälchen, also mit nur 4 Ködern im Kehlsack heimging, jedoch gleich wieder zurückkam, im Vorbeigehen an den offenen Schälchen dem ersten einmal, dem zweiten zweimal, dem dritten einmal zunickte, dann das vierte und fünfte öffnete, diesem den fünften Köder entnahm und endgültig heimging. Oder sie tut es auch ohne Intentionsbewegung nur «im Kopf». Das ist die sparsamste Erklärung dafür, dass einer richtig auf x handelt, ohne dass irgend etwas Äusseres ihm anzeigt, wann er aufzuhören hat.

Dass die Amazone auf solche Art die Sukzessionen 1, 2, 3, 5 und 7 den gleichen gesehenen Anzahlen zuordnen lernte und die Elster ebenso die 3 und 7, das ist für rein unbenanntes Zählen ausserordentlich viel verlangt und entsprechend hoch zu werten. Parallelversuche an Menschen stehen noch ganz aus. Man könnte sie nur an noch nicht zählenden Kindern ausführen.

Unsere Versuchstiere konnten unbenannt zu zählen lernen, als wir ihnen dazu passende Aufgaben stellten. Aber wie man kein farbenblindes Tier auf Farben dressieren kann, so kann auch keines unbenannt zählen lernen, das nicht die dazu nötigen Vermögen mit auf die Welt gebracht hat. Somit ist die Tatsache, dass, soweit wir wissen, noch kein

Wildtier je von der Gabe des unbenannten Zählens praktischen Gebrauch gemacht hat, nicht als Einwand gegen das «Kunst-» und «Laboratoriumsprodukt» tierischen unbenannten Zählens verwertbar. Unsere Versuchstiere konnten das unbenannte Zählen vom Menschen lernen, der nicht wusste, dass er selbst auch unbenannt zählt (PREYER, 1886, blieb unbeachtet), sondern umgekehrt diesen Begriff aus den Ergebnissen seiner Tierversuche erst kennenlernte. Das Tier aber, welches Mensch wurde, hatte dieselbe angeborene Gabe und wurde, im Gegensatz zu diesen Tieren, sein eigener Lehrmeister.

Nie und nimmer wäre dieses Wesen darauf verfallen, Zahlworte zu erfinden, wenn es nicht zuvor unbenannt gezählt hätte. Man tauft kein Kind, ehe es geboren ist; man benennt nichts, ohne es begrifflich zu «haben». Das Wesen wurde Mensch, indem es seine unbenannten Zahlen benannte. Und die benannten Zahlen passten zu ihrem Gebrauch nicht nur ebensogut wie zuvor die unbenannten, sondern sogar besser als sie. Denn nun weitete sich der Zählbereich, insbesondere nach Erfindung der Stellensysteme, bis ins Astronomische; es entstand die Algebra und so fort.

Dasselbe, was wir für das Zählen ausführten, wird vergleichbar auch für alles andere unbenannte Denken und seine Benennung, die Sprache, gelten. Wie M. FRIEDLÄNDER und E. WIECHERT nachwiesen, haben Bienen dieselben subjektiven Raumkoordinaten wie wir: Vorn und Hinten, Rechts und Links, Oben und Unten haben relativ zum Bienenkörper denselben Sinn wie dieselben Begriffe relativ zu unserem Körper. Ihre innere Uhr (I. BELING, K. v. FRISCH) leistet mehr als meine: sie können danach und nach dem Sonnenstande die Himmelsrichtung bestimmen; ich kann es nicht ohne die nach Ortszeit eingestellte Taschenuhr. Die Tiere haben in ihrer Stammesgeschichte durch jahrmillionenlange Auslese der tauglichsten Mutanten ihr unbenanntes Denken zu seinem Gebrauch passend gemacht. Weil wir benannten, was unbenannt zu seinem Gebrauch passte, deshalb passt die Sprache zum gleichen Gebrauch. Darin liegt ihre Stärke und zugleich auch ihre Grenze. Drei Filter stehen zwischen der Aussenwelt und ihren subjektiven Abbildern: die Sinne, die angeborenen Auslösemechanismen und die Wörter.

Die Ornithologen mögen verzeihen, wenn ausser von Vögeln auch von Mäusen, Eichhörnchen und Affen die Rede war. Schliesslich verkehren wir doch mit ihnen allen, um uns selbst in ihnen zu erkennen. Sie lehren uns, über der Sprache, unserem köstlichen, unschätzbaren Eigenbesitz, das unbenannte Denken nicht zu vergessen, ohne welches wir nie gesprochen hätten. Es tut uns gut, daran zu denken, dass wir einmal Kinder und dass wir Tiere waren.

LITERATUR

BALTZER, F. (1950): *Entwicklungsphysiologische Betrachtungen über Probleme der Homologie und Evolution* Rev. Suisse Zool. *57:* 451–477.

BECKER, E. (1954): *Mengenvergleich und Übung.* Inauguraldiss. Frankfurt a. M. 17. Dezember 1953, ref. in Z. Tierpsychol. *11:* 343.

BELING, I. (1929): *Über das Zeitgedächtnis der Bienen.* Z. vgl. Physiol. *9:* 259–338.

BRAUN, H. (1952): *Über die Fähigkeit von Papageien, unbenannte Anzahlen zu unterscheiden.* 170 m Schmalfilm. Z. Tierpsychol. *9:* 40–91.

CASSIRER, E. (1953): *Philosophie der symbolischen Formen,* Bd. I: *Die Sprache.* 3. Aufl. Darmstadt.

DINGER, W. (1952): Unveröffentlichte Staatsexamensarbeit. Wird in Z. Tierpsychol. erscheinen.

FRIEDLÄNDER, M. (1931): *Zur Bedeutung des Fluglochs im optischen Felde der Biene bei senkrechter Dressuranordnung.* Z. vgl. Physiol. *15:* 193–260.

FRIES, R. (1954): Unveröffentlicht.

FRISCH, K. v. (1954): *Himmel und Erde in Konkurrenz bei der Orientierung der Bienen.* Die Naturwiss. *41:* 245–253. Dort frühere Literatur zitiert.

HASSMANN, M. (1952): *Vom Erlernen unbenannter Anzahlen beim Eichhörnchen.* 190 m Schmalfilm. Z. Tierpsychol. *9:* 294–321.

HEIMBURGER, N. (1954): Unveröffentlicht. Wird in Z. Tierpsychol. erscheinen.

HEINROTH, O. und M. (1928): *Die Vögel Mitteleuropas*, Bd. 3, S. 147. Berlin.

KOEHLER, O. (1940): *Instinkt und Erfahrung im Brutverhalten des Sandregenpfeifers.* Sitz.-Ber. Ges. Morph. Physiol. München *49:* 31.

– (1941): *Vom Erlernen unbenannter Anzahlen bei Vögeln.* Die Naturwiss. *29:* 201–218. Hier Literatur- und Filmzusammenstellung.

– (1943): «*Zähl*»-*Versuche an einem Kolkraben und Vergleichsversuche am Menschen.* Z. Tierpsychol. *5:* 575–712.

– (1951): *Vögel erlernen unbenannte Anzahlen.* Proc. XI. Int. Orn. Congr. Uppsala 1950: 383–392.

– (1952): *Vom unbenannten Denken.* Verh. dtsch. Zool. Ges. Freiburg: 202–211.

KÖHLER, W. (1921): *Intelligenzprüfungen an Menschenaffen.* Springer, Berlin.

– (1929): *Gestaltpsychologie.* New York.

KÜHN, E. (1953): *Simultanvergleich gesehener Mengen beim Rhesusaffen.* Z. Tierpsychol. *10:* 268–296.

LAVEN, H. (1940): *Beiträge zur Biologie des Sandregenpfeifers.* J. Orn. *88:* 183–288.

LAY, O. (1898): *Führer durch den ersten Rechenunterricht.*

LEHRMAN, D. (1953): *A Critique of Konrad Lorenz's Theory of Instinctive Behaviour.* Quart. J. Biol. *28:* 337–361, ref. Z. Tierpsychol. *11:* 330–334.

LÖGLER, P. (1954): Unveröffentlicht. Wird in Z. Tierpsychol. erscheinen.

LORENZ, K. (1943): *Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung.* Z. Tierpsychol. *5:* 235–409.

– (1954): *Psychologie und Stammesgeschichte*, in: HEBERER, G.: *Die Evolution der Organismen*, 2. Aufl.: 131–172, ref. Z. Tierpsychol. *11:* 320–323.

POKORNY, R. R. (1954): *Zum Problem der Jungschen Archetypen.* Schweiz. Z. Psychol. *13:* 175–187.

PREYER, W. (1886): *Über unbewusstes Zählen.* Biol. Zeitfragen. Berlin. allg. Verein dtsch. Lit. *11:* 359–372.

SAUTER, U. (1952): *Versuche zur Frage des «Zähl»-Vermögens bei Elstern.* 100 m Schmalfilm. Z. Tierpsychol. *9:* 252–289.

SCHIEMANN, K. (1939): *Vom Erlernen unbenannter Anzahlen bei Dohlen.* Z. Tierpsychol. *3:* 292–347.

SCHÜZ, E. (1952): *Vom Vogelzug. Grundriss der Vogelzugskunde.* Frankfurt a. M.

SPEMANN, H. (1915): *Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie*, in: Kultur der Gegenwart, 3. April: 63–86.

TINBERGEN, N. (1951): *The Study of Instinct.* Oxford; übersetzt (1952) als: *Instinktlehre.* Berlin.

WIECHERT, E. (1938): *Zur Frage der Koordinaten des subjektiven Sehraumes der Biene.* Z. vgl. Physiol. *25:* 455–493.

Some Aspects of the Behaviour and Breeding Biology of the Pallid Harrier *(Circus macrourus)*

C. F. LUNDEVALL and E. ROSENBERG
Norrköping and Örebro, Sweden

The Pallid Harrier is distributed eastwards from Dobrogea (in Romania), Bessarabia and Podolia to Altai, Tarbagatai and Khangai (in northern Mongolia). It belongs mainly to the open grass-steppes and does not, in general, breed north of 55° N lat. in Europe. According to STEGMANN (1937) it is occasionally found to breed as far north as Moskva, Novgorod, and Minsk. STEGMANN as well as DEMENTIEV (1951) points out that it has somewhat extended its range into the forest-steppes and now breeds in open areas in the forest-steppes which have been brought under cultivation, e.g. at Moskva and Tula (Figure 1*A*). West of Minsk in Russia and Dobrogea it was not found breeding until 1952. As stated by LEPIKSAAR (in litt.), SCHENK (STUDINKA, 1934), VON UDVARDY (in litt.), and NIETHAMMER (1938), none of the earlier reports of breeding in Estonia, Hungary, and Germany can be accepted, which also seems to be the case with similar reports from the Leningrad area (NIETHAMMER; WITHERBY, 1938), Sweden (NILSSON, 1858; SUNDSTRÖM, 1885; LÖNNBERG, 1923), and Latvia (GROSSE, 1939). The species, however, has on different occasions made "influxes" to the northwestern parts of Europe, e.g. in 1952. In the latter case the influx, as regards Scandinavia, took place between April 29th and the middle of May (Figure 2).

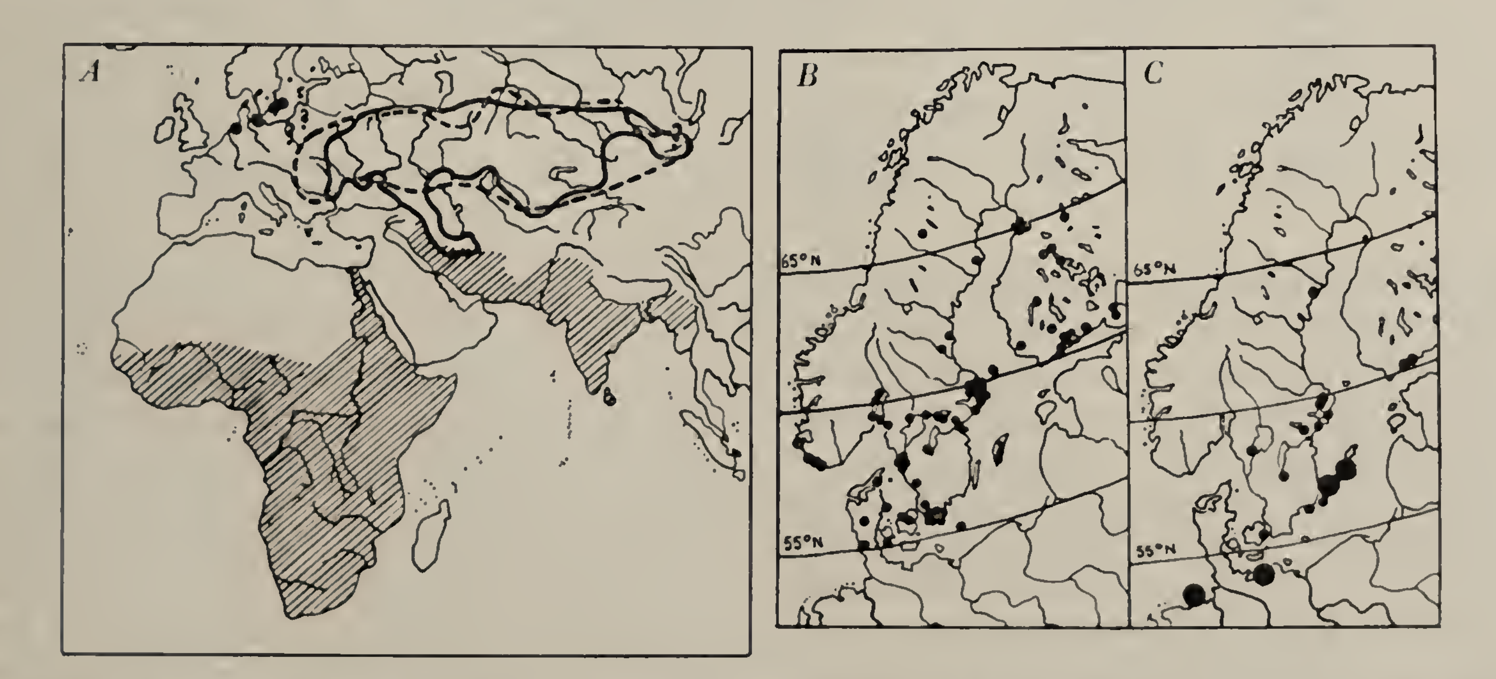


Figure 1. –*A*. The breeding range of the Pallid Harrier according to STEGMANN (1937) (broken line) and DEMENTIEV (1951) (unbroken line). Diagonal streaking shows winter-quarters and the spots in Germany and Sweden the breeding-places in 1952. –*B*. The records of the Pallid Harrier in Sweden, Finland, Denmark, and Norway until 1952. –*C*. The records in 1952. Large spots indicate breeding-places.

According to DEMENTIEV the Pallid Harriers arrive paired at the Russian breeding-places. In the other European Harriers the males usually arrive ahead. The pairs of the Pallid Harriers in Sweden in 1952 seem, as seen from the course of the influx (Figure 2) as well as from the laying of the eggs (below), to have arrived paired as usual. As early as May 1st the weather changed so that continued arrival as well as retreat via the Baltic seems improbable. The fog and the precipitation in the S Baltic from May 1st continued

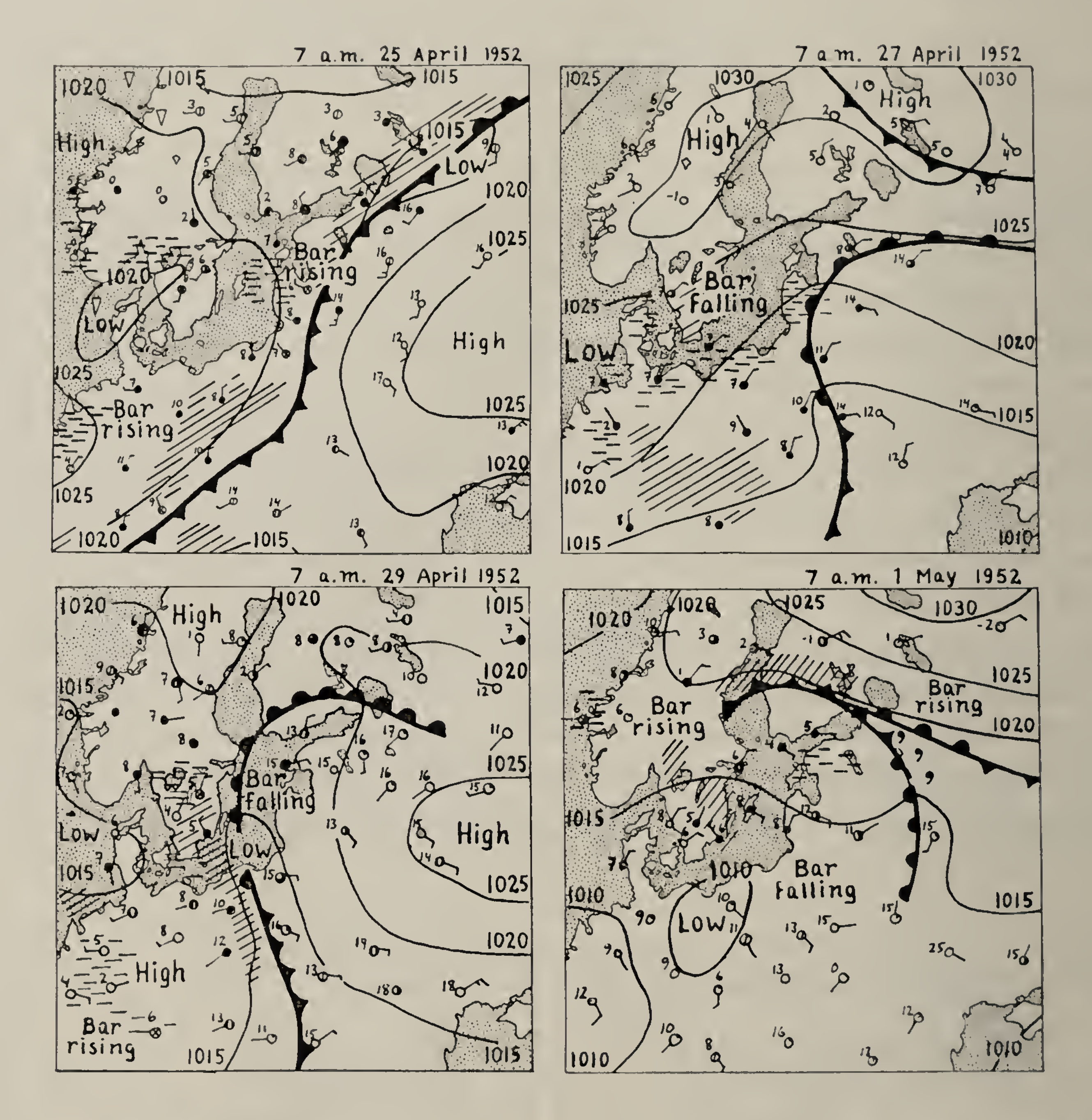


Figure 2. – The weather in W Russia, Poland and Scandinavia at 7 a.m. 25. 4., 27. 4., 29. 4. and 1. 5 1952. The maps give in a nutshell the course of the Pallid Harrier influx in the spring of 1952. After a long period of cold weather and precipitation in NW Europe until 25. 4., an airmass with for the season unusually warm air began to move towards NW on 27. 4. from the region of the Black Sea and Central Russia, where an anticyclone had grown up. The warm front reached the Baltic and S Finland on 29. 4. A Pallid Harrier was seen at Jönköping in S Sweden on 29. 4., another at Esbo near Helsinki in Finland on 30. 4. and on the same day probably one at Norrköping in SE Sweden. After that followed immediately at least 15 proved records in Denmark, in the whole of Sweden (up to 63° 30′ N lat.), and in Finland. The birds were probably prevented from returning by the cold front accompanied by precipitation and falling pressure that moved towards NNW on 1. 5. and probably also by fog behind the front (map from 7 a.m. 1. 5.). Thus their retreat via the Baltic to the normal breeding range of the species was cut off. Several of the pairs of the Pallid Harriers taking part in the influx must, as seen from the text, have been paired at this time and immediately started the breeding.
(From the *Swedish Meteorological and Hydrological Institute.*)

until May 4th, on which day 6 or 7 new Pallid Harriers were recorded at Ottenby Bird Observatory. Five breeding pairs, a sixth probably breeding pair, and a seventh single male moulting close to one of the breeding-places, were found after the influx, two of which were breeding on Gotland and the rest on Öland. As has been published earlier, a nearly fledged young bird was also found at Norderney in NW Germany (Scheven, 1953), and two other breeding pairs in Bad Doberan in Mecklenburg (Thorbeck, 1952).

The first eggs in Sweden seem to have been laid between May 9th and 13th; the hatching took place on June 8th and 12th and at least ten young were fledged between July 10th and 15th. Dementiev states the incubation-period to be 30 days from the laying of the first egg, and the young to be fledged after another 40 days. The latter period in Sweden was not longer than about 35 days.

In five cases in Sweden the females were breeding in so-called immature-plumage. Only one of the males, however, was not in its fully adult plumage. According to Russian investigations the females do not get their full adult plumage until the third summer. According to Frank (1951), *Circus macrourus* is found to undertake display-flight at the age of only one year, which we have found occasionally also to be the case in the Hen Harrier and the Marsh Harrier as well as in the Montagu's Harrier.

In three of the breeding pairs the moulting began about one month earlier in the females than in the males, viz. during the incubation in the females but not until the young were almost fledged in the males. It was observed that the moulting of the wing-feathers of the females began with losing the 10th primary and then continued with the primaries nos. 9, 8, and 7 (Figure 3 *C*).

At one of the nests we observed that a female of *C. pygargus* was watching nearby. Suddenly she flew up. At the same moment we saw a male of the Pallid Harrier arrive. The female flew to him and asked for food. To our surprise he threw the prey to the Montagu female just as if she had been his own, and then she went down on the nest to the young of the Pallid Harrier. The male disappeared immediately on a new hunting-tour into the distance. After having delivered the prey the female stayed and flew over the nesting-place. Now the Montagu's Harrier arrived and as usual among the Harriers he was chased by the female to go out hunting again, which he did very unwillingly. After this the female started hunting on her own in the vicinity, which is also usual among the Harriers when the young have grown somewhat.

After one and a half hours the Pallid male came back with prey and the Montagu female flew up as before to get it, but was this time completely ignored. The male instead went directly down and put the prey in the nest and disappeared. Later on he came twice again with prey, which he would not give to the female, who was still calling for food. Not until the fourth time did he give her the prey in the same way as before. The Montagu male came back without prey and was again chased away by the female. Later Moberg (verbal statement) also saw him throw over prey to the female.

To explain this we have to compare with the other species of Harriers. We have observed a pair of Hen Harriers who had lost their eggs through a sudden rise in the water-level. They stayed at the breeding-place and behaved as if nothing had happened. The female had lost several of her wingfeathers and was regularly supplied with food by the male till the middle of the summer. In the actual case we probably have a parallel:

the pair of the Montagu's Harrier have been breeding at the place and have lost their nest but continued to live together. At the same time the female was lost in the pair of the Pallid Harrier. This gave a chance to the Montagu female to satisfy her mother-instincts.

It has been observed in the Marsh Harrier that the fledged young have been fed each in turn. Thus a young bird who has lost his portion must wait for his turn although he may be the first asking for food. When the Pallid male came with prey he went directly down on the nest, left the prey and flew away. No male Harrier would try to tear the prey into pieces or feed the young. The Montagu female divided the prey and flew up to fetch another prey when the Pallid male arrived. Apparently his behaviour to the female coming from the nest was the same as if she had been one of his own young. Two of them were fledged on this occasion and one was still in the nest. This must be the reason

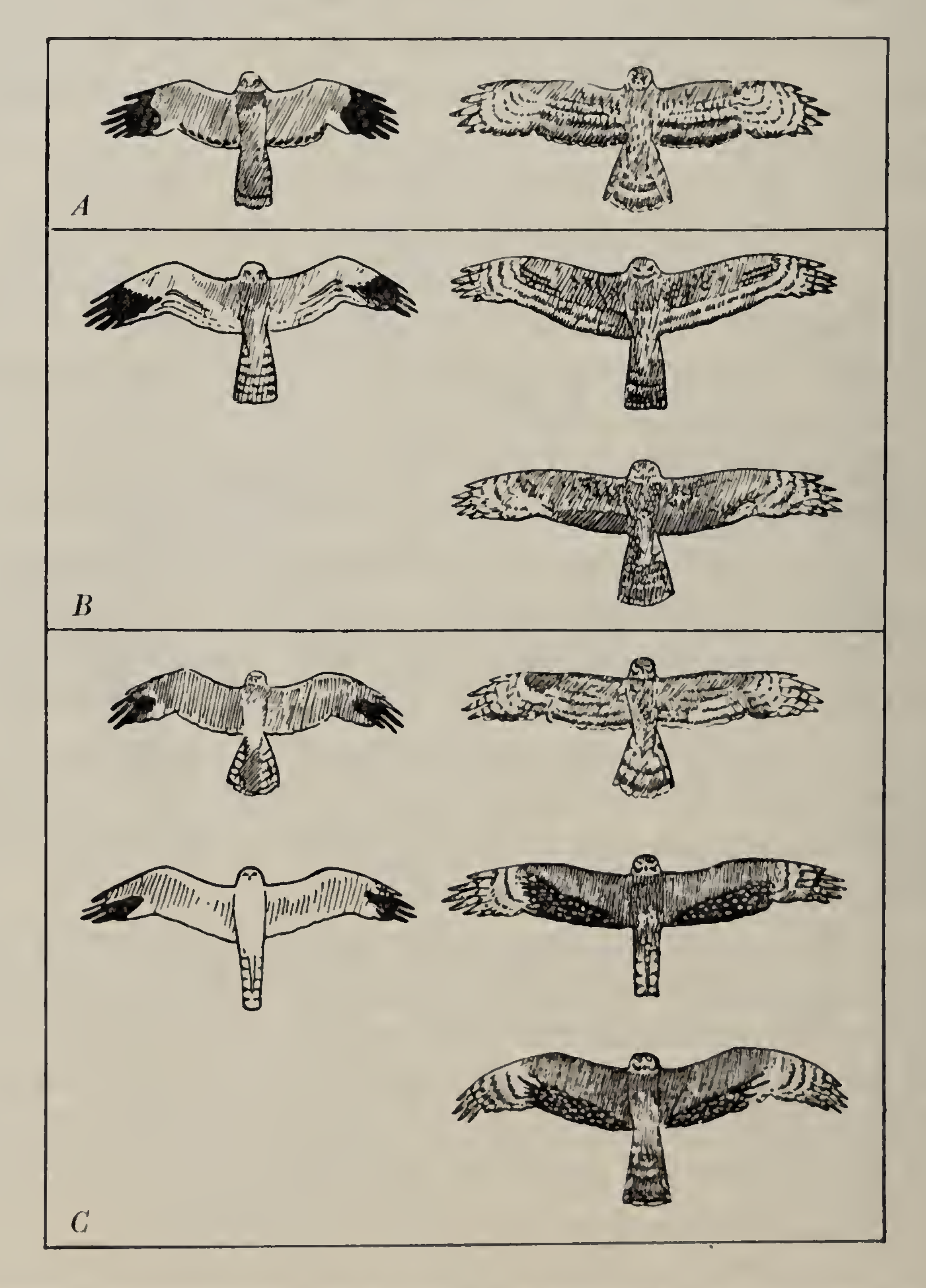


Figure 3. – Comparison between males (left figures) and females (right figures) of *A*. Hen Harrier, *B*. Montagu's Harrier (old female above, young below), and *C*. Pallid Harrier. Top female of the Pallid Harrier is an adult, the other two females young birds breeding on Öland: unstreaked brownish below with blackish secondaries. The moulting had just started. Figures *A* and the two top figures *C* after K. Raitasuo (1948).

why he brought her food only every third or fourth time. The real male, in this case the Montagu's Harrier, was feeding his female as usual and apparently did not accept the new feeding conditions with continous hunting.

As far as is known, no similar "*joint feeding*" has been recorded in the Accipitres. On the other hand, it is known in different Passeriformes. A case of "joint feeding" has been described by VERSCHUREN (1947) between the Swift, *Apus a. apus*, and the House Sparrow, *Passer d. domesticus*, in the Netherlands. COHEN (in litt.) mentions a probable case between Song Thrush, *Turdus e. ericetorum*, and House Sparrow. SIMMS (verbal statement) has observed the same between a Song Thrush and a Robin, *Erithacus rubecula*. BRACKBILL (1952), who has studied the same subject, states that it has also occurred between Cardinal, *Richmondena cardinalis*, and Song Sparrow, *Melospiza melodia;* two pairs of Song Sparrows; and between Song Sparrow and American Robin, *Turdus migratorius;* Song Sparrow and Yellow Warbler, *Dendroica petechia;* and Black-and-White Warbler, *Mniotilta varia*, and Worm-eating Warbler, *Helmitheros vermivorus*. We have seen the same thing ourselves between Nuthatch, *Sitta europaea*, and Starling, *Sturnus vulgaris*, and between Pied Flycatcher, *Muscicapa hypoleuca*, and Fieldfare, *Turdus pilaris*.

One of the young Pallid Harriers which was ringed on July 13th and left the nest on July 15th, was found dead on August 12th in one of the southernmost points of Sweden, Utlängan in Blekinge. Two young Pallid Harriers, of which a first-winter male was shot, were recorded as far West as Yorkshire, England, on October 3rd 1952 (CHISLETT, in litt.).

In 1953 no Pallid Harriers were breeding in the localities of 1952. In the spring of 1954, however, at least one adult male was recorded in Central Sweden.

REFERENCES

BRACKBILL, H. (1952): *A Joint Nesting of Cardinals and Song Sparrow*. Auk *69:* 302–307.
DEMENTIEV, G. P., *et al.* (1951): *Ptitzy Sovietskogo Sojuza*, vol. 1. Moskva.
FRANK, F. (1951): *In welchem Alter brütet die Steppenweihe?* J. Orn. *93:* 68.
GROSSE, A. (1939): *Ergänzungen zur Wirbeltierfauna Lettlands*. Korresp.-Bl. Naturf.-Ver. Riga *63:* 32–38.
LÖNNBERG, E. (1923): *Stepphöken, Circus macrourus* Gmelin, *häckfågel i Sverige*. Fauna och Flora *19:* 25–30.
NIETHAMMER, G. (1938): *Handbuch der deutschen Vogelkunde*, vol. 2. Leipzig.
NILSSON, S. (1858): *Skandinavisk fauna. Foglarna*, vol. 1. Lund.
RAITASUO, K. (1948): *Käytännön Lintuopas*. Helsinki.
SCHEVEN, J. (1953): *Über ein Brutvorkommen von Steppenweihen am Conventer See bei Doberan (Mecklenburg) 1952*. J. Orn. *94:* 290–299.
STEGMANN, B. (1937): *Fauna SSSR, Ptitzy. Dnevnie histniki*, vol. 1, No. 5. Moskva.
STUDINKA, L. (1934): *Faunistische Daten aus der Hanság bei Lébény*. Aquila *38–41:* 251.
SUNDSTRÖM, C. R. (1888): *Mitteilungen des Ornithologischen Komitees der Königlichen Schwedischen Akademie der Wissenschaften*, vol. 2. Bih. t. K. Svenska Vet.-Akad. Handl., vol. 14, Afd. 4, No. 130.
THORBECK, H. (1952): *Bruten der Steppenweihe in Mecklenburg*. J. Orn. *93:* 368–370.
VERSCHUREN, J. (1947): *Une cohabitation étrange*. Gerfaut *37:* 106–107.
WITHERBY, H. F., *et al.* (1938): *The Handbook of British Birds*, vol. 3. London.

Some Observations on the Hawfinch, *Coccothraustes coccothraustes*

Guy Mountfort
London, England

Four aspects of the Hawfinch *Coccothraustes coccothraustes* were discussed and illustrated: (a) the structure and muscles of the skull, (b) the flight, (c) the winter movements and migration and (e) the aggressive behaviour and courtship. The latter only is described in the following précis.

Aggressive behaviour of the Hawfinch is most easily studied while the winter flock is still intact. Non-reproductive fighting over the possession of food and perching space is indiscriminate between the sexes. Early in February aggressive behaviour begins to be concerned also with courtship. At this period female Hawfinches clearly dominate males. Males can cause other males to withdraw from supplanting attacks, whereas females risposte with a violence which puts attackers to flight. The sexes differ only in very minor details of colouration and it is thought that a process of trial and error may assist inexperienced birds to recognize the opposite sex. It is not known what part auditory recognition may play. Males presently begin to devote a specialised form of behaviour exclusively towards females, while maintaining their normal aggressiveness towards other males.

Figure 1 illustrates some typical attitudes observed during winter fighting. Signs of aggressive intention include sleeking of the feathers, beginning always with the crown; crouching so as to lower the body to a horizontal position; tilting the bill slightly upwards towards the opponent so as to make prominent the black face markings and throat patch; finally lunging forward with a loud snap of the enormous bill. Various other attitudes arising from conflict between the agressive, fleeing and feeding drives were also described. Indications of submission are given by raising and withdrawing the head above the level of the back, erecting the crown feathers, drooping the tips of the closed wings and fluffing all the body feathers. The losing bird retreats by walking or hopping away, rather than by flying, presumably in order to avoid further stimulating the attacker by the image of "other bird flying away".

In the early stages of courtship the male is obviously much afraid of the female. The nearer he approaches, the more elaborate his display, arising from conflict between the reproductive and fleeing drives. About eight weeks usually elapse before the male finally breaks down the female's dominance. It is at this juncture that the pair quits the flock and occupies the breeding territory.

The complete cycle of courtship display of the Hawfinch can seldom be witnessed consecutively at any one time. It consists of a series of different postures or actions,



Figure 1.–Some typical attitudes of the Hawfinch during winter fighting.
(Left above) Low intensity threat. (Left centre) High intensity threat. (Left below) Maximum aggressive intensity. (Right top and centre) Attitudes indicating conflict between attacking and fleeing drives. (Right below) Attitude of submission.

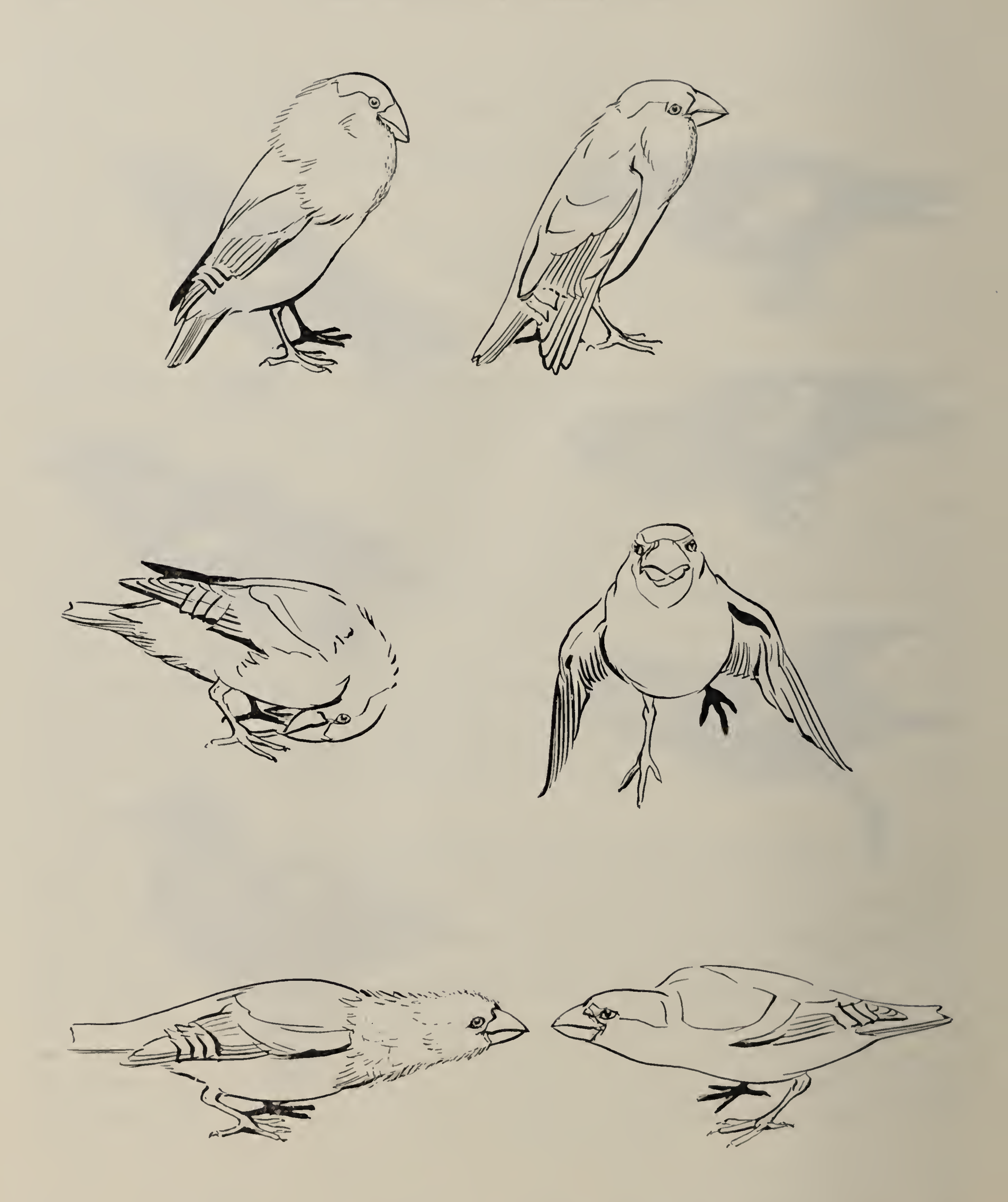


Figure 2.–Attitudes observed in the courtship display of the Hawfinch.
(Left top) Male in upright pose. (Left centre) The bow. (Right top and centre) Male advancing in upright pose, with wings drooped. (Below) Male approaching female for bill-touching ceremony.

which apparently bear some relationship to the distances between the two birds. The male's bowing posture, for example, occurs only when within 12–18 inches of the female. The chief attitudes in the full cycle are illustrated in Figure 2.

The male approaches the female from a distance of several yards, with long, confident hops. The female at once crouches, immobile, in the threatening attitude, pointing her bill towards the male. The male's hopping slows to a walk and his wing-tips begin to droop. The walk becomes slower, his head is raised and withdrawn and his crown feathers are erected. His steps become shorter, until he is almost "marking time". He switches his body from side to side, under the urge to turn away. These last two actions are very like those of the courting Chaffinch *Fringilla coelebs* in similar circumstances. The male's body is now held almost vertically and his wings hang loosely, free of the flank feathers, so that he resembles a little penguin. Finally he stops. The feathers of his neck and upper breast are fully erected, giving a curiously inflated appearance. Then he makes a deep bow, with his bill between his legs, so that the broad grey hind collar is displayed to the female. The bow is considered to represent a gesture of appeasement, in deflecting the bill, the offensive weapon, and is probably analogous to the "head-flagging" courtship action of the Black-headed Gull *Larus ridibundus*. The male then rises to the vertical position again, half spreads his wings downwards, and walks quickly towards the female, dragging the tips of the primaries on the ground. Within six inches of the female he turns aside in a semi-circle in front of her. This action displays the bold white markings on the black primaries and the dark purple and green on the curiously modified inner primaries.

The two birds are now close together and the male is in a paroxism of excitement and apprehension. Standing face to face he slowly stretches out his head, until his long neck is extended to its fullest extent and he can just touch the tip of the female's bill. This action appears to be a ritualised form of the actual courtship feeding which later plays an important role in subduing the female. The instant the bills touch, the female either lunges savagely at the male, or takes flight. In the latter case the male pursues her at top speed, in a wild zig-zag chase among the trees. These remarkably fast flights are an essential element of the courtship, in stimulating the sexual condition of the female. Unfortunately they are so wild and erratic that one or even both participants are not infrequently killed by collision with telegraph wires, greenhouse windows, etc.; ten such fatalities have been recorded.

By the end of the courtship period, when the eggs are laid, the male has succeeded in reversing the dominance of his mate, though his treatment of her seldom becomes aggressive. During the incubation period the female is almost completely dependent on the male for her food and the birds by then give every evidence of a close mutual bond.

Illustrations by Keith Shackleton, extracted by permission from *The Hawfinch* by Guy Mountfort, published in The New Naturalist Series by Collins, London.

Experiments on Anting by Birds

Holger Poulsen

Copenhagen

When we say a bird is anting, we mean that it is on the ground or on a twig with one or both wings half-spread and with its tail drawn under the body. In this unusual attitude it can be seen picking up ants with its bill and rubbing its head among the undersides of the wings and – or – into the base of the tail. Some observers have only seen the curious behaviour, but have not observed that the bird was picking up ants among the feathers. Also, as to the anting movements themselves there are many divergent opinions. This, I think, is due to the fact that the anting behaviour is carried out very rapidly, and that the observer seeing it at a distance is so surprised that he does not realize what really takes place. Many observers think that the anting bird is bathing in ants, believing that the bird likes the acid which the ants squirt on it.

In the present investigation ants were put into different cages, and the anting birds could be observed from a very short distance. Observations were also made on Starlings (*Sturnus vulgaris*) which were anting on lawns. Anting was observed in 25 species of passerine birds but not, for instance, in gallinaceous birds, which often eat ants but without anting behaviour.

The anting bird picks up an ant with its bill and rubs its head among the ventral side of the primaries and secondaries of one wing, which is held outspread and almost vertically. Then the bird may rub its head among the feathers of the other wing. Sometimes the bird rubs its head among the tail feathers from the ventral side, the tail being held outspread and brought forward. The tail is outspread and brought forward also when the anting bird is only rubbing its head among the wing feathers. The anting bird uses now the left wing, now the right wing.

The anting behaviour resembles the parts of the preening behaviour in which the bird preens its wings and tail. I have never seen an anting bird rubbing its bill among its body feathers. When the bird is preening the wings, the tail is never thrust forward as in anting; and the preening bird takes the wing feathers in the tip of its bill and rubs down the wing feathers, and does not put its bill among the wing feathers as when anting. Further, when a bird is preening its tail it takes a tail feather in the tip of its bill and rubs it to the distal end from the dorsal side and not from the ventral side as in anting.

The birds picked the ants up in their bills and swallowed them after anting. Each ant was eaten, but the birds did not always make the anting movements before eating the ant. Only a few times birds were seen throwing away the ants they had picked up. These birds were picking up pupae and now and then they took an ant which they crushed with the tip of their bills and then ate or sometimes threw away after they had first made some anting movements.

The stimulus releasing anting behaviour could probably be the creeping movements of the ants, or their biting or squirting acid, or the sight of ants. In order to find out whether the movements of the prey could release anting, the birds were given various small animals, such as Woodlice, Centipedes, Ear-wigs, Beetles and Bees. The birds were never seen anting with any of these animals except the Ear-wigs, and these very animals are known to have a stink-gland on their abdomen. So the movements of the prey may not have any releasing value for anting behaviour. Further, it may be mentioned that it



Figure 1. – A Blue Jay (*Cyanocitta cristata*) anting.

was often observed that, when a bird was eating ants, some ants were crawling on the feathers of its breast or back or on its legs, but the bird ignored them. Only when the bird happened to see the ant did it take the ant in its bill, make anting movements, and swallow it.

Then the question was examined whether the formic acid could release the anting behaviour. Meal-worms in a cup with formic acid were placed in the cages. The birds picked up a worm immediately and swallowed it and soon after regurgitated it, violently shaking their heads. Nevertheless the birds again tried to eat the worm and swallowed it at last. Sometimes when a bird had a meal-worm with formic acid in its bill and struck it against the twig on which it was sitting, a small drop of formic acid from the worm might hit the bird on the head. The bird winked with the nictitating membrane and very vigorously made anting movements before swallowing the meal-worm. The bird behaved just as when a bird is anting with an ant.

Similar experiments were carried out with vinegar and formalin, with the same results as with formic acid. These three fluids irritate the membranes and the skin. Evidently the birds do not smell these fluids, as they pick up the meal-worm and only then react to the fluid on the worm. They continue to take these worms, sometimes hesitating a moment before picking them up.

Experiments were also carried out with a substance with a pungent smell, viz. moth balls. Blue Jays (*Cyanocitta cristata*) picked the moth-balls up in their bills, let them fall and pecked at them and sometimes made anting movements with pieces of the moth balls in their bills. In other experiments formic acid, vinegar, citric juice and formalin was squirted on the birds with a little sprayer.

When these fluids were squirted on their breasts or backs, the birds only shook their plumage and flew away. But when they got it on their heads they made anting movements very intensively, and sometimes they also winked their eyes, scratched their heads and rubbed them against the branch. This is also seen when a bird is anting with ants.

Anting can be a conditioned response to the sight of ants. Incipient anting was sometimes observed when the birds noticed ants at a distance. A Jay (*Garrulus glandarius*) which was anting when I squirted formic acid on it, made incipient anting movements and sometimes complete anting when I was standing at its cage with the sprayer in my hand some hours later. Further, Blue Jays which had been anting and eating Garden Ants (*Lasius niger*) were later seen anting and eating the very small Pharaoh-Ants (*Monomorium pharaonis*) which do not squirt acid.

Superficially the anting behaviour looks like bathing in ants, and it is believed by many observers that birds like to bathe in ants. It is also said that birds like to bathe in acid water, but this is not correct. My birds never preferred water with vinegar or formic acid, and if they by making incipient bathing movements in this water got a little in their bills or in their eyes they shook their heads vigorously and flew away. My experiments show that the birds do not like to have acid on their skin, but on the contrary. The birds were never seen making the anting performance deliberately. When eating ants the birds wipe off the irritation on their skin by anting. The anxious tripping about, when rapidly picking up the ants, also shows that the bird tries to avoid squirting from the ants while eating them. When performing the anting movements with one or both wings spread and tail brought forward, so that the bird sometimes stands on its tail, the bird may often lose its balance, and topples to one side with spread wings. This sitting down and – or – lying down is wrongly assumed to be bathing in ants. Further, the ants are not placed among the body feathers as it is often stated, nor is anting behaviour so variable as is often described, but consists of a fixed behaviour pattern which is innate.

Anting is not a special reaction to ants, but to stimuli irritating the bird. Further, anting behaviour is not only connected with eating ants but was also observed when a bird was picking up nest material on which ants were crawling.

The anting movements are performed when an irritating stimulus strikes the skin or membranes of the bird. The significance of anting is rubbing off and – or – avoiding the irritation.

Diurnal Movements of the Mountain Chough (*Pyrrhocorax graculus*) in the Wengen and Kleine Scheidegg (Bernese Oberland) Areas during the Months of January, February, and March

Miriam Rothschild
Ashton, Peterborough, England

Arrival

The choughs roost and nest on inaccessible vertical rock faces above the tree-line. The small communal roost – 25 to 50 birds – on the Rotstock slide off the sheer rock face about an hour after dawn (27th July the first pair appeared at 5·15; on 26th February at 7·10). For twelve to twenty minutes before this it is sometimes possible to discern small parties sitting silently and motionless on the ledges in front of the slits, cracks or caves of the sheer rock face.

Flight from the roosts to the foraging areas must be very rapid. In January the first choughs arrive in Wengen between 8·00 and 8·15, by the end of February between 7·15 and 7·25 (that is only a few minutes later than they leave the Rotstock), and by mid-March by 6·50 (Table 1). The choughs arrive in pairs, small parties, of flocks of varying sizes. Occasionally individual arrival flocks contain as many as seventy birds, but on the whole they are rarely, if ever, as large as the departure flocks.

TABLE 1

Earliest Arrival Times at Wengen

Mid-January	7·55–8·15
Mid-February	7·15–8·00
Mid-March	6·50–7·00

There are three principal types of "flying in" adopted by the birds at Wengen: (1) Pairs, small parties or flocks sail in majestically and gracefully on almost motionless wings, the individual birds well spaced out; (2) Birds sweep in very quickly, in close compact formation, banking steeply and making short sharp turns, arriving rather low against the mountain side. This type of arrival is more characteristic of overcast and foggy conditions, or when snow is falling; (3) a flock may literally fall out of the sky from a great height in spectacular falling-leaf dives. This type of arrival chiefly occurs in a cloudless sky in very fine weather, but all three may be witnessed on one and the same morning. At Kleine Scheidegg, where the roost is much closer to the foraging area and involves a descent only, the birds often fly in from the Eigergletscher direction with a very marked undulating flight which is never seen at Wengen.

The choughs before they reach Wengen can be heard approaching because of the chorus of shrill, highly characteristic arrival cries; these consist of a series of shrill double notes without any cadence. They are answered by any earlier arrivals, and it is quite usual for small flocks of choughs to sweep out at high speed in evident excitement to meet the newcomers and escort them in.

Bad weather conditions, especially blizzards above the treeline, may considerably retard arrival times. Thus, for example, on the 3rd April 1952 it was blowing a gale in the high mountains; the first chough did not arrive in Wengen until 7·10–forty to fifty minutes late.

From actual observations the arrival period covers only twenty to thirty minutes, but in fact it probably extends to nearly an hour. I have never actually "counted in" more than 170 choughs, while by mid-day the foraging population generally numbers between 250 and 400; Wengen is a difficult and rather unsuitable place, owing to its topography, for watching these birds. The foraging area is also too extended, so that it cannot all be under observation at the same time. From this point of view Kleine Scheidegg is far more suitable. In fine weather when the birds drop vertically into the village from great eights it is often impossible to tell from which direction they have come, but with a low cloud ceiling and no mist four distinct populations may be distinguished: (1) from across the Lauterbrunnental; (2) from the direction of the Schwarzmönch; (3) from the direction of the Jungfrau down the Wengernalp valley; and (4) over the edge of the Leiterhorn and the north end of the Männlichen.

Departure

After about six to eight hours of foraging for food and water in the village the choughs leave again for their roosts, and it is on the whole less difficult to watch this manoeuvre, since to follow a departing chough is easier than to pick it up arriving in a vast expanse of sky. I have little doubt that these departures begin somewhat earlier than I have recorded. The unobtrusive disappearance of a few pairs or a small party can be overlooked very easily, particularly in Wengen. Even communal departures may not be 100% communal–a few birds could go off beforehand unnoticed. However, owing to the characteristic departure cries (which somewhat resemble the hurried chattering of Jackdaws in flight, but louder and more sustained–quite different from the arrival cries, but just as distinctive) a flock of twenty birds or more attracts considerable attention when it leaves.

There is rarely more than an hour between the departures of the first and last flocks (Table 2, column 5). Frequently communal departures occur, when all the birds present leave simultaneously. In January communal or semi-communal departures are almost always confined to sunny days, but as the season advances the number of such departures increases (Table 2, column 2), and they occur on dull or snowy days as well as in fine weather. In semi-communal departures an initial departure movement is made by one flock, which begins to spiral upwards. Gradually all the other birds present are drawn into the movement–all are in the air together but at differing levels and can still be distinguished as separate units. This is rather different from a true communal departure,

when the whole chough population rises as one bird, and this huge flock only divides at considerable height.

TABLE 2

Departure to Roosts from Wengen (January–March)

Month and year	Percentage of communal departures of all flocks	Mean time of first departures (Central European time)	Mean time of last departures (Central European time)	Maximum time between departures of first and last flocks
January 1949		15·42[1]	16·13	
January 1953	January 24 %	14·43	15·13	14·10–15·45 (20th January 1953)
January 1954		14·43	15·16	
February 1947		14·38	15·02	
February 1949	February 32 %	15·07[1]	15·30	14·35–16·00 (20th February 1952)
February 1952		14·39	14·41	
February 1953		13·59	14·47	
March 1947		13·45	13·55	
March 1952	March 60 %	13·46	14·12	12·30–13·30 (27th March 1952)
March 1953		13·29	13·53	

[1] Departures in 1949 were later than in other years.

Originally I was inclined to attribute the increased proportion of communal departures to an increased generalised attraction between individual choughs as the spring approaches. Although this may be partially true, I now believe that the attraction is the roost itself, which is close by, if not on the same site as, the future nest. When this psychological pull is operating the first upward departure movement of any bird, pair of birds or small party is sufficient stimulus at this time of the year to set the whole company in motion. Earlier in the season fine weather is necessary to encourage the birds to indulge in aerobatics; once in the air all together they respond to flock movements and aerial play, especially in the air currents near the Männlichen escarpment, which may in turn lead to communal departures.

When it is overcast with a moderately low cloud ceiling, presumably when the air mass is relatively stable, the birds are more likely to leave in separate flocks and set a direct course. They can then be watched disappearing along virtually the same lines as they did in 1938, when observations were commenced, west across the Lauterbrunnen valley to be lost against the Lobhorn, south-east up the Wengernalp valley (against the Jungfrau itself), along a middle line south-west towards the Schwarzmönch, due north over the lower edge of the Leiterhorn and a relatively small party south along the crest of the Männlichen–Lauberhorn escarpment.

In fine weather in a cloudless sky the choughs frequently indulge in magnificent aerial displays, and the departure movement may begin as an extended spiral over the valley, or from the foot to the top of the Männlichen escarpment. I have no doubt in my own mind that if the choughs are able to make use of convection currents ("thermals") they prefer to climb at the outset of their flight to a great height – perhaps approximately equal

to that of the distant roost. This fact accounts for the alternative flight lines selected in fine weather, and in order to take maximum advantage of the air currents near the face of the Männlichen certain flocks choose to start off in the opposite direction, and gain initial height by spiralling up close to the face of the escarpment. The birds can, when taking advantage of the up-currents of air, gain height very rapidly, flying with short turns and banking steeply just above the tree tops. Eventually they "hit the blue" above the Männlichen and rise in a leisurely but sustained spiral movement until out of the range of human eyesight. With the aid of a pair of Ross 12 × 50 binoculars, a bit of luck and not inconsiderable muscular endurance, one can watch them until they split up into separate flocks. The "Lobhorn" flock (during 1953 and 1954 this often consisted of two large separate units) turns, forms into an eyebrow-shaped figure – almost a straight line – and pastes back across the valley at incredible speed. The second large flock (which in non-communal departures almost always leaves before the Lobhorn flock; Table 3)

TABLE 3

Mean Departure Times from Wengen

Month and year	Flock ultimately departing east across Lütschental	Flock ultimately departing west across Lauterbrunnental	Maximum time separating departure of both flocks (in minutes)
January 1953	15·18	15·35	50
January 1954	14·44	14·49	?
February 1947	14·40	15·11	85
February 1952	14·15	14·36	95
February 1953	14·34	14·42	?
March 1947	13·42	13·52	45
March 1952	13·27	14·35	60
March 1953	13·56	14·20	24

plunges behind the escarpment heading northwards, while the third and fourth flocks sweep southwards along the crest of the range, before veering respectively towards east and west. It generally happens that a few birds, apparently lost in the excitement of the moment, are dragged out of their course and for an appreciable time follow the wrong flock. They then appear to realise their mistake, falter, turn, and, more swiftly, sweep off in the right direction.

There is a tremendous contrast between the flight of the choughs when they are actually heading for their final destination and during the previous stages of spiralling and circling. It is as different as the action of horses manoeuvring before a starting gate and after the race has actually begun. Owing to the speed at which the birds are travelling, the tempo of the wing beat and so forth, the choughs appear to have changed shape. After watching choughs for a few years one comes to understand the language of outline better, perhaps, than the language of cries. The silhouette of "now for home" is unmistakable.

I was very anxious to find out what happened to the flock which sank out of sight behind the Männlichen. In a spell of set fair weather in March 1953, when the choughs

had been selecting this particular line of departure for several days running, I asked two friends to climb the Männlichen from the Wengen side, roughly following the line taken by the birds, and aiming to arrive at the top before 13·30–quite an arduous task in winter. The choughs left Wengen at 13·55 and began to climb the escarpment as anticipated, and at 14·05 "hit the blue"–a fast ascent of over 1000 m. On this occasion they spent a few moments wheeling, playing and settling on the rocks at the summit. Between 14·00 and 14·10 parties of thirty, thirty, seven, and smaller units up to a total of eighty-seven, rose and flew off–without a single turn or swerve directly across the Lütschental, vanishing against the pile of mountains slightly to the south of the Schynige Platte.

At Kleine Scheidegg the behaviour of the 200-odd foraging choughs follows the same pattern as at Wengen. Here, however, the birds are in full view of their roosting sites. The majority of the choughs roosts on the Eigerwand, the small flock already referred to on the Rotstock and the rest on unlocated rock faces on the Mönch and Jungfrau and also in the Hohenei area. The distance "as the crow flies" from the Kleine Scheidegg to the base of the Rotstock is about 1,522 m, and the choughs can reach it in four minutes taking the upper route. From there they disperse to the various sites higher up. From the Rotstock, for example, it takes them twenty minutes' continuous flying to reach the Eigerwand.

TABLE 4

Mean Time of First Departures to Roosts (all Years)

	Wengen	Kleine Scheidegg
January	15·02	–
February	14·20	13·08
March	13·40	11·09

A noticeable difference between the behaviour of the Wengen and Kleine Scheidegg choughs is the shorter time the latter spend at their foraging grounds (Table 4). This is so, even allowing for early but unobserved departures from Wengen. It is quite usual for all the choughs to have evacuated Scheidegg by 11·00, especially in fine weather. I have *no* records for Wengen of such early departures of all birds. There is another difference: at Scheidegg communal departures are far less usual. The birds give the impression of consisting of pairs, family units and smaller flocks. It is only rarely in winter that the birds at Scheidegg behave as a large single flock. I have only one record (19th March) of all the choughs leaving Kleine Scheidegg together. Actually in this case one party of twenty-four left at 11·40 and the rest, 200, swept off in a single flock at 12·35. Generally about twelve parties, varying from one to thirty-five birds, leave, spaced out, during the hour. Perhaps a small residue or even a pair may remain behind for two or three hours longer.

It has only been possible to make very few observations in Mürren. The visiting choughs all come from across the Lauterbrunnen valley, a totally unexpected situation. About thirty of these birds roost on the Schwarzmönch–the huge vertical castle-like pile of rock opposite and only 1800 m distant. These birds, it was noticed, left Mürren

somewhat earlier than the main flocks of choughs, and planed across to the vertical rock faces from the northern end of the village. The bulk of the choughs, three parties of 18, 120 and 20 birds, all disappeared later after gaining considerable height from the southern end of the village, and were lost to view flying strongly towards the Tschingelhorn and Grosshorn.

It is, of course, possible that the choughs which leave Kleine Scheidegg and Mürren early do so because, owing to the proximity of their roosts, they also *arrive* earlier. But my own view, based on a lot of observations rather than on concrete evidence, is that the earlier departure of the Schwarzmönch birds from Mürren and almost all the Scheidegg birds is due to the visual attraction – a psychological pull – of the rocks in question. It should be pointed out that both Kleine Scheidegg (2,064 m) and Mürren (1,747 m) are feeding grounds for the birds in summer, but Wengen (1,217 m) is too low and not such suitable terrain. This peculiar attraction of the Rotstock is evident at all seasons, not only in winter, for one can see large parties of them visiting this pile of rocks throughout the summer days. At all times of the year there appear to be a few choughs which remain behind throughout the day and can be seen sailing around and settling on the Rotstock.

Flight Lines and Roosts

Where exactly do these foraging choughs from Wengen roost? I do not know; one can only guess.

(a) The choughs which sweep along the crest of the Männlichen escarpment or up the Wengernalp valley probably roost on the Eigerwand or the Jungfrau rock faces. I have once picked up a party flying up this valley slightly above Wengernalp at about 15·30. Also flocks which arrive suddenly at the foot of the Rotstock, long after all the Scheidegg choughs have gone to their roosts, undoubtedly come from areas below Eigergletscher. One small party of Wengen birds might roost on the Tschuggen, since there was a small summer roost and a few nests there in 1950.

(b) The choughs which cross the Lauterbrunnen valley all flying due west probably do not all roost in the same rock faces. In 1938 and 1949 there was only one flock which left late in the afternoon – now there are several, and two of these are large units which often leave one before the other. But they take a very conservative line across the valley and considering everything, altitude, direction, type of rock formation, etc., my guess for the ultimate destination of these birds is the Lobhörner.

(c) There is little doubt that the flock leaving north over the edge of the Leiterhorn or over the top of the Männlichen roosts across the Lütschental east of Schynige Platte.

(d) As for the last flock of all, the flock present in strength in 1949 and 1954, but not in other years, which departs up the Lauterbrunnen valley southwards; this is characterised by the fact that it very rarely spirals to any height before leaving, but coasts up the valley just above the Wengen level. This strongly suggests that its ultimate destination is the Schwarzmönch. Curiously enough, the distance of all these sites from Wengen is between five and six kilometres as the crow flies, involving an ascent of between 800 and 1,600 m, except in the case of the Schwarzmönch, where observed nesting and roosting sites barely require a "climb" at all – possibly 500 m or less.

With several observers instead of one it should be easy to establish the actual roosting sites. One will then be able to ascertain whether the flocks which generally leave Wengen first in the afternoon are also the first to arrive in the morning. There is also another question of some interest which we may be able to answer in time. How isolated are these populations of choughs which come to Wengen in the winter from all four points of the compass? Do some of them have alternative foraging grounds? Do they mix at the roosting sites with choughs which forage in other valleys? Or do they remain virtually island populations, discrete breeding units, which only contact other members of the same species in villages in the winter?

Nistweisen brasilianischer Segler

Helmut Sick

Fundação Brasil Central, Rio de Janeiro

Der Nestbau der Vögel ist seit Anbeginn ornithologischer Studien ein vielbehandeltes Thema. Trotzdem blieb es der neueren Zeit vorbehalten, Details herauszuarbeiten und eine grössere Synthese der Einzelbeobachtungen anzustreben. Diese Untersuchungen führten zur Aufstellung morphogenetischer Reihen und zu der Feststellung, dass morphologisch näher verwandte Formen sich oft auch durch ähnlichen Nestbau auszeichnen. Der gegenteilige Fall, dass Vertreter ein und derselben Vogelfamilie sehr verschiedene Nestkonstruktionen zeigen, kommt ebenfalls vor. Hierher gehören die Segler, Apodidae, bei denen wir nahezu alles finden, was man sich überhaupt an Nistgewohnheiten vorstellen kann. Auch die brasilianischen Segler bieten in dieser Hinsicht allerlei Interessantes, worauf hier an Hand eigener Beobachtungen kurz eingegangen sei.

Der grosse russbraune *Aërornis senex* baut sein Nest in denkbar einfachster Weise aus Material, das er in Felsnischen hinter Wasserfällen aufhäuft. Die Vögel müssen den Schleier des herabstürzenden Wassers durchfliegen, um an ihre Nester- und Ruheplätze zu gelangen. Diese Vorliebe für wasserüberlaufene Felsen teilt *Aërornis* mit anderen brasilianischen Seglern und manchen Salanganen.

Recht anders sieht der Nestbau der weitverbreiteten Stachelschwanzsegler, der *Chaetura*'s, aus. Sie machen kleine, frei an Wände geklebte Tiegel aus trockenen Reisern. Das starre, gitterartig lichte Nestgefüge ist mit Speichel, der wie Tischlerleim erhärtet, fest verkittet. Am bekanntesten ist diese Konstruktion bei dem nordamerikanischen Chimney-Swift, *Chaetura pelagica*.

Aus Brasilien kennt man die Nistgewohnheiten von zwei Stachelschwanzseglern, nämlich *Chaetura andrei* und *Chaetura cinereiventris*. *Chaetura andrei* brütet in Baumhöhlen, in den Wildnissen Zentralbrasiliens in den hohlen Stämmen grosser Fächerpalmen. Bei Rio de Janeiro nistet dieser Segler in Schornsteinen. Während der nordamerikanische Chimney-Swift schon lange fast ausschliesslich auf menschliche Behausungen übergegangen ist, stellen sich die südamerikanischen Stachelschwanzsegler erst jetzt vom Baum- zum Schornsteinbrüten um und führen uns erneut diese Modifizierung des Nestplatzschemas durch die Zivilisation vor. Bei *Chaetura andrei* beobachtete ich das Schornsteinbrüten in Brasilien erstmalig 1948, bei *Chaetura cinereiventris* 1953.

Vollständig andere Verhältnisse der Nestkonstruktion treffen wir bei dem auf das nördliche Südamerika beschränkten Gabelschwanzsegler an, der zierlichen *Reinarda squamata*. Von aussen erscheint ihr Nest als faustgrosser, massiver Federklumpen. In Wirklichkeit ist es ein dünnwandiges, oben geschlossenes Täschchen aus lose verklebten Federn, mit Einflug von unten. Diese zierliche, bunte Kinderwiege wird im Laub der Buritípalme befestigt, und zwar im Schutz der trockenen, nach unten geknickten Riesen-

blätter, deren Spreiten sich regenschirmartig zusammenlegen. Schon bei leichtestem Luftzug beginnen die Blätter zu schaukeln. Bei Sturm schleudert das Palmlaub in einer Weise hin und her, dass man sich kaum vorstellen kann, wie sich dabei ein Vogelnest mit Inhalt halten kann. Das Nest von *Reinarda* hat eine oberflächliche Ähnlichkeit mit den Bauten der Palm- oder Zwergsegler, *Tachornis* und *Cypsiurus*, aus Zentralamerika, Afrika und Indien. Die Nester dieser Arten sind aber *offen*, gleichsam löffelförmig gestaltet.

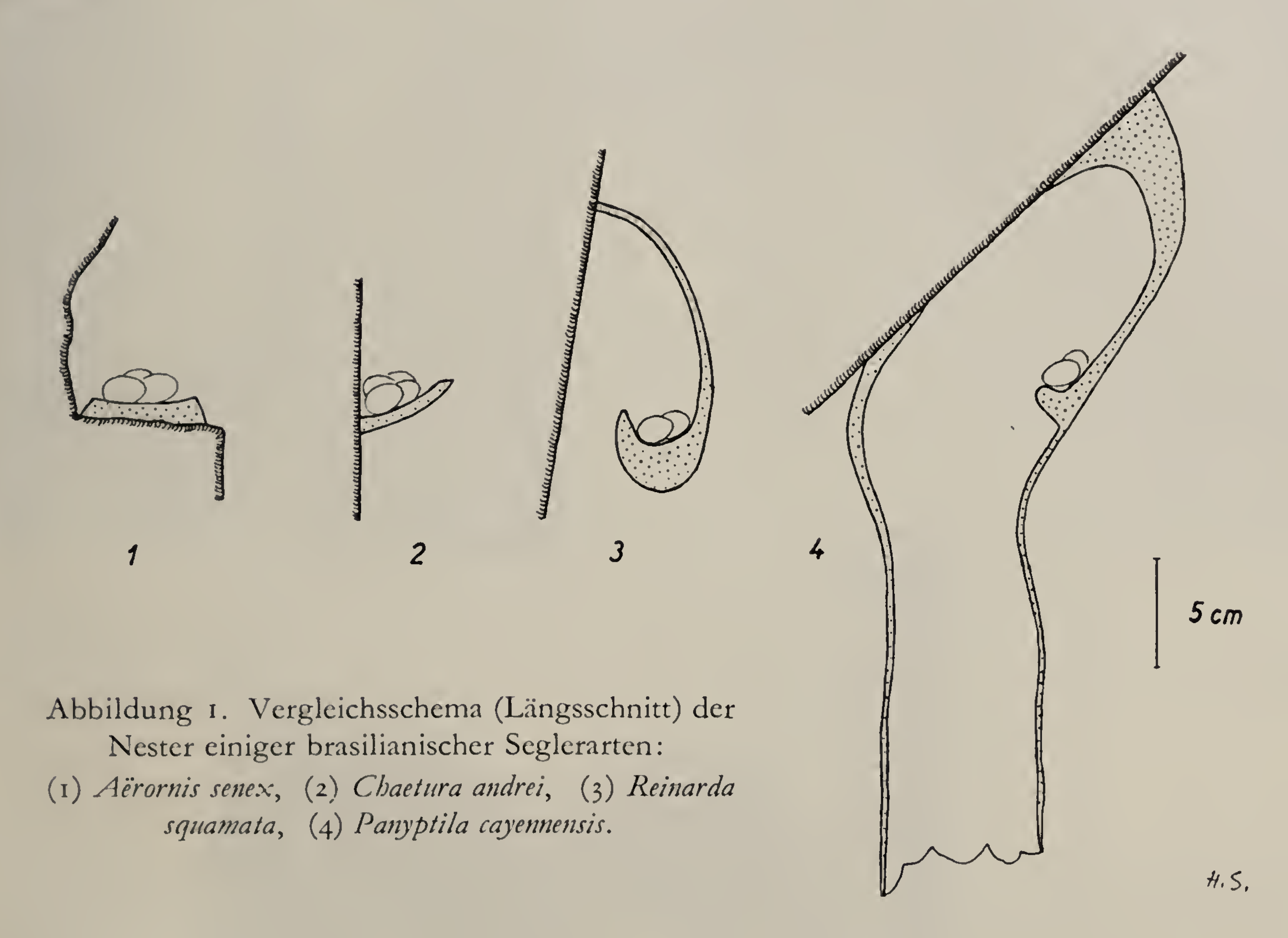


Abbildung 1. Vergleichsschema (Längsschnitt) der Nester einiger brasilianischer Seglerarten: (1) *Aërornis senex*, (2) *Chaetura andrei*, (3) *Reinarda squamata*, (4) *Panyptila cayennensis*.

Zum Merkwürdigsten, was man überhaupt an Vogelnestern kennt, gehören die Bauten des süd- und zentralamerikanischen Seglergenus *Panyptila*. Sie machen grosse, geschlossene Filzhohlnester mit nach unten führendem Flugschacht. Der Filz wird durch Verkleben von Flugsamen von Waldbäumen und Lianen, vermengt mit Vogelfedern, hergestellt. Die Wände sind dicht und geglättet, gegen Wind und Wetter sicher und halten natürlich auch das Licht ab. In seinem oberen Abschnitt ist der Bau glattrindigen Bäumen oder Felsen mit Speichel angeheftet, und hier findet sich im Inneren auch die eigentliche Nestkammer mit der Auflage für die Eier. Von einer «Nestmulde» kann keine Rede sein; es ist nur ein schmaler Sims, eine Rampe, ausgebildet, an der die Eier ruhen. Der untere Abschnitt des Nestes ist schlauch- oder tunnelförmig und hängt frei herab oder ist ebenfalls der Unterlage angeklebt. Während die zentralamerikanische *Panyptila sanctihieronymi* ihr Nest unter überhängende Felsen baut, heftet die brasilianische *Panyptila cayennensis* ihr Nest an Holz (Bäume, manchmal auch Dächer).

Andere Nesttypen brasilianischer Segler sind nicht bekannt und sind auch nicht zu erwarten, obgleich von einigen der zwölf hier vorkommenden Arten das Nest noch nicht

entdeckt wurde. Wir können also zwei Gruppen von Nesttypen brasilianischer Apodiden unterscheiden: Auf der einen Seite stehen die *Chaetura*-artigen, darunter auch *Aërornis*, *Cypseloides* und *Streptoprocne*. Auf der anderen Seite stehen *Reinarda* und *Panyptila*.

Wenn wir nun von der Beschreibung der Nester zu ihrer Beurteilung übergehen, müssen wir feststellen, dass unser Wissen von diesem Stoff noch nicht über die allgemeinsten Grundzüge hinausgeht. In einigen Fällen kann der Vergleich mit besser studierten Formen anderer Erdteile weiterhelfen. Wie es zum Beispiel zum Übergang von einem auf fester Unterlage stehenden Nest zu einem an die Wand geklebten Bau kommen kann, ist beim europäischen Alpensegler, *Apus melba*, zu beobachten: also als Verhaltensvariation innerhalb ein und derselben Spezies. Es erscheint überhaupt wesentlich, nicht das Endprodukt, das fertige Nest, zum Ausgangspunkt zu nehmen, sondern die Tätigkeit des bauenden Vogels. Hierüber wissen wir gerade bei Seglern noch sehr wenig. Welche Verschiedenheit der Bewegungskoordinationen ist zum Beispiel erforderlich zur Herstellung des frei hängenden Tiegelnestes der Stachelschwanzsegler im Vergleich zu dem ebenfalls frei hängenden, aber taschenförmigen Nestchen der Palmsegler? Die einen brechen im Fluge Reiser von Bäumen ab, die anderen fangen ihren Baustoff – freischwebende Pflanzensamen und Federn – in der Luft auf usw.



Abbildung 2. Buriti-Palmen (*Mauritia* sp.) als Nistplatz von *Chaetura andrei* (im Inneren des hohlen Stammes vorn links) und von *Reinarda squamata* (im senkrecht herabhängenden Fächerlaub der Kronen im Hintergrund). Rio das Mortes, Mato Grosso. (Foto: H. Sick.)



Abbildung 3. Nester von *Panyptila cayennensis*. Links: Nest an einem Urukurana-Baum im Hochwald einer Flussinsel; Nesthöhe überm Boden etwa 13 m; Jacaré-acanga, Alto Rio Tapajós, Pará. Rechts: Nest an einem Jatobá-Baum (*Hymenaea* sp.) am Waldrand; Nesthöhe überm Boden 12–13 m; Rio Teles Pires, Mato Grosso. (Foto: H. Sick.)

Man hat zunächst einmal nach den morphologischen Vorbedingungen zu fragen, die innerhalb der weitverzweigten Seglerfamilie – so einheitlich ihr Gesamtcharakter auch erscheinen mag – keineswegs immer gleichwertig sind. Damit kann sich funktionell, also für den Bewegungsablauf, eine andere Basis ergeben. So ist daran zu erinnern, dass bei den Seglern verschiedene Typen von Hängefüssen entwickelt wurden. Aber auch Greiffüsse sind vorhanden. Man denke ferner an die Ausbildung von harten Stützschwänzen bei den *Chaetura*-artigen, im Gegensatz zu weichen Gabelschwänzen vieler anderer Formen, und anderes mehr. *Ob* und *wie* sich diese Verhältnisse beim Nestbau auswirken, wäre lohnend festzustellen.

Sehr bemerkenswert ist das Auftreten von *geschlossenen* Nestern bei Seglern, also bei *Reinarda* und *Panyptila* – eine in dieser Vogelfamilie sonst nicht zu beobachtende Tendenz, wenn man nicht vielleicht geltend machen will, dass viele Segler höhlenartige, mehr oder weniger dunkle Räume zum Nisten bevorzugen. Diesem Schutz- oder Dunkelheitsbedürfnis wird von *Reinarda* und *Panyptila* sozusagen konstruktiv Rechnung getragen.

Es ist theoretisch verlockend, das *Panyptila*-Nest bis zu gewissem Grade als Fortentwicklung eines *Reinarda*-artigen Baues aufzufassen. Tatsächlich sind die Unterschiede tiefgreifender, als nach schematischen Abbildungen zunächst ins Auge springt: sowohl was

die eigentliche Nestkonstruktion betrifft als auch hinsichtlich der Anbringung des Nestes. *Reinarda* macht ihr loses Federtäschchen an halbgeschlossenem Standort und scheint in Anpassung an die schwankende Aufhängung zum Ankleben ihrer Eier in der Nestmulde übergegangen zu sein, ähnlich dem Palmsegler. *Panyptila* hingegen hat sich vollständig vom geschlossenen Neststandort befreit. Der einzige Schutz, den das Nest geniesst, ist seine Anbringung unter leicht geneigten Flächen, so dass man sagen kann, dass das Nest immer am Substrat hängt und nicht auf ihm steht. Die Befestigung des *Panyptila*-Nestes an dicken Bäumen oder Felsen ist unveränderlich fest, ein Schwanken des Nestes kommt also nicht in Betracht, und somit scheinen auch die Eier nicht angeklebt zu werden. Der Flugschacht, den diese Art baut, bildet einen zusätzlichen geschützten Nestraum, in welchem derjenige Partner angeklammert hängt, der nicht in der eigentlichen Nestkammer ruht.

Interessant ist die grundsätzlich gleiche Organisation des Kernstückes der Nester von *Reinarda* und *Panyptila*: der Nestkammer. Während alle anderen Segler ihre Nestmulde unmittelbar dem Substrat aufleimen, fügen *Reinarda* und *Panyptila* die Eierauflage der freien, selbstgefertigten Wand ihrer Hohlnester an, also gegenüber der Anheftungsstelle des Nestes. Diese Bautechnik ermöglicht, ja erfordert die Anbringung des Nestes an überhängenden Flächen. Damit beweisen diese Segler eine besondere Anpassung an bestimmte ökologische Gegebenheiten, die von anderen Arten nicht in dem Masse ausgenützt werden können. Allerdings eröffnet die «Erfindung» des Eier- und Jungenanklebens bei den Apodiden ganz neue Möglichkeiten, wodurch theoretisch auch Neststandorte in Betracht kommen, die einen Halt von Eiern und Jungen normalerweise nicht garantieren würden.

Abschliessend sei folgendes hervorgehoben: Die Nistgewohnheiten der Segler weisen auf eine Tatsache hin, welche uns schon aus der Systematik, der Morphologie, der Apodiden bekannt ist: dass man es hier mit einer sehr alten Gruppe von Formen zu tun hat, welche in langer, selbständiger Entwicklung die verschiedensten Wege beschritten haben. In Anpassung an alle nur erdenklichen ökologischen Gegebenheiten eroberten sich die Segler die ganze Erde. Vielleicht kann die vergleichende Verhaltensforschung und Ökologie – in Ergänzung zu den morphologischen Befunden – die inneren Zusammenhänge in der Familie der Apodiden etwas aufhellen. Es gelte zu ergründen, inwieweit die hier zu beobachtende ausserordentliche Vielfalt im Nestbau als fortlaufende, heute zum Teil unterbrochen erscheinende Entwicklung vom Einfachen zum Komplizierten aufzufassen ist oder aber als Konvergenz und parallele Entwicklung.

LITERATUR

ARN, H. (1945): *Zur Biologie des Alpenseglers (Micropus melba melba)*. Schweiz. Arch. Orn. *2:* 137–184.

MOREAU, R. E. (1941): *A Contribution to the Breeding Biology of the Palm Swift, Cypsiurus parvus*. J. East Africa and Uganda nat. Hist. Soc. *15:* 154–170.

SICK, H. (1947): *O ninho de Panyptila cayennensis e algumas observaçoes compilatorias sobre a ecologia de outros andorinhoes brasileiros*. Rev. Bras. Biol. *7:* 219–246.

– (1948): *The Nesting of Reinarda squamata*. The Auk *65:* 169–174.

– (1948): *The Nesting of Chaetura andrei meridionalis*. The Auk *65:* 515–520.

– (1951): *Umstellung der Nistweise beim Stachelschwanz-Segler, Chaetura andrei*. J. Orn. *93:* 38–41.

The Conversational Calls of Birds as Revealed by New Methods of Field Recording

ERIC SIMMS
London

Today in ornithology, as we all know, a great deal of attention is being given to the behaviour of individual birds, and intensive studies of particular species and particular individuals are under way the whole time. In the last few years many intensive studies of species have been undertaken, and these have involved researches into feeding habits, courtship and display, territory, breeding biology, and songs and calls.

In the course of the last two and a half years Mr. G. F. WADE and myself have been concerned with the field recordings of many species of bird and mammal previously unrecorded. Mr. WADE is responsible for the technical aspect of our recordings. In the course of this work we have, with the aid of microphones and recording gear, intruded into the domestic life of a number of different species. In recent years technical advances have enabled improved methods to be used for recording the songs and calls of birds, and we have taken advantage of these to attempt more detailed recording work, as the result of which much more interesting new information on bird vocabulary has come to light.

The recordings which we have obtained have been acquired, of course, essentially for broadcasting use, and for the record library of the B.B.C. and many have been used in nature programmes such as: "The Naturalist", "Birds in Britain", and "The Month in the Countryside", on the Home Service and Light Programme. Recordings too have been broadcast in special features, such as the series of studies of individual species which I have been broadcasting on the Third Programme during the last eighteen months, in "Science Survey", and in other features on the Home Service. There is little doubt that they have contributed in some way to the ever growing interest, not only in bird songs and calls, but in birds themselves.

All B.B.C. recordings are eventually made into permanent records which of course have to have good wearing qualities so that they may be used many times. These final permanent records are the aim of the recording, and therefore the determining factor with regard to both the background noise and the quality. Generally speaking the surface noise of a magnetic tape recording is far lower than that of a gramophone record, and it therefore becomes possible to record and reproduce noises of extremely low intensity, which previously would have been masked by the surface noise of a disk.

A further great advantage of the magnetic tape system is the increased duration of uninterrupted recording possible for a single machine. So far during a period of 610 hours which we have spent at night recording a mammal, the badger (*Meles meles*), we

have used in that time less than 25 half-hour tapes, but had we been using disk to obtain the recordings we did, we should have used more than six thousand disks. It is by these means that, for example, two single bird calls of some seven seconds total duration were recorded over a period of eight and a half hours. This means that a bird has far less chance of going unrecorded, and if a supply of mains electricity is available then there is little limit to the recording time. So we were able to listen into and record all the sounds that might be produced, at a nest, for example, indefinitely. The microphone placed by the edge of the nest can with the increased amplification of the apparatus allow every single sound to be permanently obtained.

Because of all these advantages, intensive recording of the low conversational calls of birds, especially at the nest, is becoming possible. In 1952 we made an intensive study of the Stone-Curlew (*Burhinus oedicnemus*) – a bird which like many others of similar species uses a great variety of calls. We obtained nearly two hundred minutes of usable recordings; including all the vocal calls, alarms, and the spring display. These sounds are part of the wide vocabulary of the Stone-Curlew, and are very different from the conversational tones. The conversational calls are all reasonably subdued sounds, and some are very quiet indeed. Here our methods of recording have given us a chance to obtain them. I placed the microphone a metre from the nest while the birds incubated, and each day moved it a third of a metre nearer, till on the third day it was on the lip of the nest.

We often heard the sitting bird rise, turn the eggs and go for a short walk. One night at about 2·30 a.m., as the hen was sitting, the cock came back from feeding and flew across the field. At this the hen gave a call of recognition of rising pitch and intensity, beginning with several quiet clucking notes, and becoming a crescendo of grating *Coooeees*. I have only heard this call given as a sign of recognition by an incubating bird to its mate in return.

I have heard a similar recognition call from the hen Little Ringed Plover (*Charadrius dubius*) when she recognises her mate on return to the nest. Also with the Little Ringed Plover it was possible to record a conversation between the adults at the nest after the hen gives the recognition call or song, which has some of the quality of the laughing call of the Green Woodpecker (*Picus viridis*).

But to return to the Stone-Curlew – incubation of course is shared by both birds for periods of varying length, and the relief of the sitting bird may take place either in the day or at night, and with ceremonies which may include most elaborate bowings. The next recording took place at 8·00 in the evening. Both birds clucked vigorously, and it was possible to hear at the end the long drawn out note which preceded the actual transfer of the duties of incubation.

As the time of hatching of the first egg drew near both birds were frequently at the nest together. Conversation between them was spasmodic, and consisted of the clucking type of note we heard at the change over. Just after ten o'clock on the morning of the hatch of the first egg we heard faint vocal sounds coming from the chick inside the egg, and we recorded this, accompanied by the anxious clucking of the hen. It was necessary to listen very carefully for the *Cheep-Cheep* of the chick, although the microphone was only five inches from the egg. A recording of the conversation between the hen and the

unborn chick was also obtained. The alternating of the calls indicated that it was a true conversation of call and response.

Just after eleven o'clock the first chick succeeded in making its way out of the shell, and we were able to record the shell itself breaking up as the little bird entered on its new life. There is no doubt that the adult bird goes through a great psychological change at the moment of the hatch. The drive to incubate is replaced by the drive to look after and feed the young. These changes are fairly rapidly achieved, and the climax of excitement is reached as the hatch takes place. In the Stone-Curlew this is shown by more agitated clucking, and an interesting and very noticeable mellowing and drop in pitch in the clucking note. At the actual hatch of the first chick the clucking notes were rounder and lower than those we heard before the hatch. A few seconds afterwards the chick could be heard moving about among the broken pieces of shell accompanied by the mellow and rounded clucking of the adult.

Another curious and interesting aspect of the hatch is the disposal by the adult of the broken shell. This is a device to ensure the protection of the nest, and the broken shells have now no connection with this stage of the breeding cycle. We recorded the sounds made by the hen as she disposed of the pieces of shell by eating them at the nest.

Long conversations were carried out by the hen and the young chicks. Eight hours after the hatch the first chick's call was becoming closer to that of the adult, and some twenty-three hours after the hatch of the first chick we made a recording of the two chicks together. So we were able to record continuously throughout the period before and during the hatch so that these interesting changes in the conversational call could be traced without difficulty, and every single sound uttered was recorded on the tape machine.

A similar technique was applied to a pair of Crossbills (*Loxia curvirostra*) at their breeding site in the dry heathlands of Norfolk and Suffolk. Here, of course, is a remnant of the great Crossbill invasion of 1910. The most regular sound to be heard from the Crossbill is the typical flight call, and we recorded this first because the song is so rare it is never easy to determine where call notes end and song begins.

The song of the Crossbill is an interesting study in itself. The cock bird appears to pass through several stages before reaching the utterances wich may be described as true song. The simplest stage in this threshold of song consists of the flight or typical calls run rapidly together, in groups of five to eight. It is a steady and uniform delivery resulting in a slow emphatic trill, usually uttered from a tall tree. One recording, made in March 1953, was of the cock, perched some 26 m up on the topmost pinnacle of a Scots pine, recorded with the aid of a parabolic reflector.

The next stage towards the development of song consists of phrases of double, not single, syllables – a more complex version of the slow trill. Instead of the simple *Jip*– phrases the song has advanced to double notes of *Jeeaaa*, *Jeeaaa*, *Jeeaaa*, preceded by a few of the original single notes. This phrase *Jeeaaa* has often been described as the Crossbill's song, but it is induced no doubt by an emotion of wellbeing or contentment, and unless it develops it is better described as an extension of the call note, and not as song. Another recording of the slow trill of *Jip*, *Jip*, *Jip*, *Jip*, *Jips* – was followed by two slow phrases at the end which can best be reproduced as *Ter Cheee*.

It is safe to say that once the *Ter Cheee* phrase is introduced the male is on his song post. It is the truest indication that the call note is developing into song. In fact that the threshold has been crossed. Finally we recorded the elaborate song, consisting of several of the *Ter Cheee*, *Ter Cheee* notes, but now more clear and definite, and including a warble rather like the song of the Redstart (*Phoenicurus phoenicurus*). This is similar to the song which E. M. Nicholson described from a bird he once heard in April, as being "An occasional brief warble, too truncated and indistinct to be appreciated, preceded by a series of rhythmic double notes which might have been mistaken for an abnormally slurred and unemphatic 'saw-sharpening' of a Great Tit (*Parus major*)".

There is of course a great deal of information that comes to light as a result of the intensive work that we have been engaged on, and it has been my intention to indicate the exploratory nature of this side of field recording. I hope that it has been possible to show how great are the potentialities of this kind of work, and how, with newer techniques, it should be possible to increase our knowledge of this important aspect of bird vocabulary. I have, for example, a feeling that there is a basic pattern of conversation amongst the waders, and I am hoping in the course of time that we may be able to add to the numbers of waders recorded. Yet the comment that Gilbert White made in 1770 is equally true today, when he wrote:–

"Though there is endless room for observation in the field of nature, which is boundless, yet investigation (where a man endeavours to be sure of his facts) can make but slow progress and all that one could collect in many years would go into a very narrow compass."

Der Gänsegeier (*Gyps fulvus*) und der Bartgeier (*Gypaëtus barbatus*) in den Salzburger Alpen

EDUARD PAUL TRATZ
Salzburg

In einigen nach Süden gerichteten Tauerntälern im Lande Salzburg ist der Gänsegeier oder Weissköpfige Geier ein regelmässiger Sommervogel. Er trifft dort Ende April oder anfangs Mai ein und verbleibt bis September, fallweise auch bis zum Spätherbst. Vereinzelt überwintern sogar einige Exemplare. Das war zum Beispiel im Winter 1951/52 der Fall. Im allgemeinen verbringen etwa 150–200, in manchen Jahren auch mehr Individuen durchschnittlich 110–115 Sommertage in den erwähnten Gegenden. Merkwürdig ist, dass diese Vögel das betreffende Gebiet während ihres Sommeraufenthaltes nicht verlassen. Ihr sommerlicher Lebensraum erstreckt sich ungefähr über eine ellipsenförmige Fläche von 50 × 30 km. In den erwähnten Tauerntälern, vor allem im Rauriser-tal, im Felber- und im Hollersbachtal, haben sie einige seit Jahren, vermutlich seit Jahrzehnten, benützte Schlafstellen, zumeist an hohen, nach Süden gerichteten Steilwänden. An diesen Plätzen sammeln sich im Laufe des Nachmittags bis zur Dämmerung die Geier, in der Regel jeweils 20–50, mitunter auch viel mehr oder auch weniger. Denn gelegentlich nächtigen sie unweit einer besonders ergiebigen Nahrungsquelle. Die regelmässigen Schlafplätze erkennt man schon von weitem an den helleuchtenden Kotflecken. Die Hauptnahrung der Geier bilden die abgestürzten Schafe. In der in Frage stehenden Gegend werden alljährlich 12000–15000 Schafe auf die Hochalmen getrieben. Von diesen Schafen verunglücken fast alltäglich einige und kommen dabei an Stellen zu liegen, wohin kein Mensch gelangen kann. Ihre verwesenden Kadaver bilden daher die Nahrungsgrundlage der Gänsegeier. Sehr häufig werden Schafe oder andere Weidetiere auf den hochgelegenen Almen von Unwettern heimgesucht oder von Blitzen erschlagen. Diese Gelegenheiten sind besondere Veranlassung zum zahlreichen Einfallen der Geier. Wie sehr die Geier vom Viehauftrieb abhängig sind, hat unter anderem das Frühjahr 1954 gezeigt. In diesem Jahr hat sich infolge der andauernden Schlechtwetterperiode der Schafauftrieb um nahezu einen ganzen Monat verzögert, weil die Almen viel länger als sonst unter Schnee lagen. Während dieser Zeit zeigte sich auch kein Geier. Als aber dann der Schafauftrieb erfolgte, erschienen schon am übernächsten Tag die ersten Geier.

Unbeantwortet bleibt vorläufig noch die Frage der Herkunft dieser Vögel. Mit grösster Wahrscheinlichkeit ist der Balkan ihre Heimat, bzw. ihr Brutgebiet. In den salzburgischen Alpen ist ein Brutvorkommen nicht nachweisbar, obgleich es von A. E. BREHM in seinem «Tierleben» behauptet wird. Da die Brutzeit sehr früh im Jahr einsetzt, und zwar zu einer Zeit, in der auf den Salzburger Bergen noch ein mehrere Meter hoher Schnee liegt und infolgedessen keinerlei Nahrung für die Jungenaufzucht vor-

handen ist, ist ein Brüten der Geier in den Alpen völlig ausgeschlossen. Die lineare Entfernung des Sommeraufenthaltes der Geier vom Brutbezirk im Balkan beträgt etwa 500 km. Bei der staunenswerten Flugleistung und hervorragenden Ausnützung der Aufwinde dieser Grossvögel und bei einer anzunehmenden Durchschnittsgeschwindigkeit von 50 km je Stunde, können die Geier mit Leichtigkeit die Strecke vom Balkan bis in die Salzburger Berge in zehn Stunden zurücklegen. Anzunehmen ist ferner, dass ständig einige Geier im erweiterten Nahrungsbereich ihrer südöstlichen Heimat in grosser Höhe kreisen und dadurch gewissermassen einen Relaisbeobachtungsdienst betreiben, so dass es ihnen eben möglich ist, in kürzester Zeit in grösserer Anzahl an einer bestimmten Stelle zu erscheinen. Völlig ungeklärt bleibt jedoch die Tatsache, dass an anderen Örtlichkeiten, wo gleichfalls zahlreiche Schafe während des Sommers auf den Hochalmen weiden und selbstverständlich auch verunglücken, keine oder nur ganz ausnahmsweise einmal ein oder zwei Geier erscheinen. Bemerkenswert ist ferner, dass die Schafe im allgemeinen keinerlei Angst vor den Geiern bekunden, ganz im Gegenteil zu ihrem Verhalten beim Erscheinen eines Steinadlers (*Aquila chrysaëtos*). Auch die Gemsen (*Rupicapra*) verhalten sich den Geiern gegenüber vollständig desinteressiert. Fallweise kommt es vor, dass sich ein Geier von seiner eigenen Sippe absondert und dann in Gesellschaft eines Kolkraben auf Nahrungssuche fliegt und ausserdem abseits der übrigen Geier einen Schlafplatz bezieht. Im allgemeinen halten sich die Geier in kleinen oder grösseren Verbänden zusammen. Zumeist sieht man drei, fünf, zehn, aber auch zwanzig, dreissig und sogar über vierzig Geier kreisen, wobei sie oft stundenlang, ohne Flügelschlag, im blauen Äther ihre Kreise ziehen. Als hervorragende Flieger führen sie zuweilen sonderbare Flugkünste aus, die in der Bildung von «Doppeldeckern» oder «Dreideckern» bestehen, und darauf beruhen, dass zwei oder drei Geier dicht untereinander längere Zeit dahinfliegen. Solche Flugbilder waren im vorgeführten Filmstreifen zu sehen.

Bei den bisher untersuchten Gänsegeiern handelte es sich durchwegs um jüngere, wahrscheinlich noch nicht fortpflanzungsfähige und um alte, mitunter sogar um sehr alte Individuen, die wohl kein Paarleben mehr führen.

Eine mehrfach und einwandfrei festgestellte Tatsache ist der plötzliche Tod fliegender Geier, die in solchen Fällen wie ein Stein aus der Luft stürzen.

Neben den Gänsegeiern kommt erfreulicherweise wieder der Bart- oder Lämmergeier (*Gypaëtus barbatus*) regelmässig in einem bestimmten Gebiet der Salzburger Alpen vor. Es ist jene Gegend, in der um 1850 der letzte, gewissermassen historische Bartgeier erlegt worden ist und der sich in gut präpariertem Zustand im Haus der Natur in Salzburg befindet. Das Brutvorkommen dieser Vogelart konnte allerdings in den letzten Jahren noch nicht einwandfrei nachgewiesen werden, es ist jedoch wahrscheinlich, weil sich neben helleren Individuen fallweise auch junge, ganz dunkel gefärbte Vögel zeigen. Der vermutliche Bestand dieser Vogelart in den salzburgischen Bergen dürfte zur Zeit etwa drei bis fünf Stücke betragen.

Abschliessend muss noch betont werden, dass durch das salzburgische Jagdgesetz der Schutz dieser beiden Vogelarten gewährleistet ist, weil sie ganzjährig geschont sind und ein unrechtmässiger Abschuss schwer bestraft würde.

Ausführlichere Angaben enthält meine Arbeit: *Geier und Geieradler im salzburgischen und nachbarlichen Alpengebiet* (Jb. Ver. Schutze Alpenpflanzen und -tiere, München 1953, pp. 51).

Field Study of *Notornis*

E. G. Turbott
Auckland Museum, New Zealand

Field work on *Notornis* has been carried out by several ornithologists, including members of the staff of the Wildlife Division, New Zealand Department of Internal Affairs. Mainly to avoid disturbing the birds, the observations have been made by small parties visiting the area for only ten days or a fortnight. The work has gone on, during successive breeding seasons, since the rediscovery of *Notornis* in a valley in the mountains of the South Island of New Zealand, by Dr. G. B. Orbell in November, 1948. One visit to the area has also been made in winter.

The observations have provided a good deal of information on the general life history and habits of *Notornis*. The distribution of *Notornis* has been found to extend for some seven miles into the mountains surrounding the original valley. As a result of the limited periods of observation, details such as the incubation period and the role of the sexes in incubation are still unknown. It is fortunate that *Notornis* is topographically isolated from direct interference by man, and from dogs and cats, in this area.

It has been pointed out by Fleming (1952) that the present area of distribution of *Notornis* is characteristically a "relict area", and fossils show that it was widely distributed in both North and South Islands until comparatively recently. It is thus quite likely that the last remaining habitat of *Notornis* is not typical of the environment which it occupied when formerly widely distributed.

Observations show that *Notornis* is mainly herbivorous, although the young chicks are insectivorous. The principal food consists of the leaf bases and seed heads of grasses, especially the tall tussock known as "snowgrass" (*Danthonia* sp.). Nests are also situated amongst the tussocks. In winter snow covers much of the tussock grassland, and the birds appear to wander fairly widely into the surrounding forests, their diet probably becoming more varied. The structure of the beak is adapted to the above diet. With flightlessness, increase in weight and heavy build have followed a course familiar in other herbivores.

Much of the behaviour of *Notornis*, which in systematic position is close to *Porphyrio*, is characteristically ralline. This is especially marked in its tendency to keep to cover both in the open tussock, and in patches of low subalpine scrub. It regularly enters the fringe of the forest even during the breeding season, probably to obtain both cover and a certain amount of supplementary food.

REFERENCE

Fleming, C. A. (1952): *Historical Factors Affecting the Ecology of Isolated Areas.* New Zealand Sci. Rev. *10:* 86–88.

Deposition of Eggs by the Female Cuckoo (*Cuculus canorus*)

HENRY R. TUTT
Hadleigh, Essex, England

This account of the deposition of eggs by the Cuckoo (*Cuculus canorus*) is from the field note books of the late Mr. PERCY FREDERICK BUNYARD, M.B.O.U., who died suddenly in 1937. I was his executor.

In 1934 BUNYARD worked a territory at Brooklands, Romney Marsh, Kent, from June 16th to 30th. He searched all the beds of reeds (*Arundo phragmites*) for nests of Reed Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) and carefully marked them. Four eggs, all belonging to one Cuckoo were found already laid, two fresh and two incubated. A fifth egg was laid in a nest that had been watched, but the visit of the Cuckoo was missed.

The season was exceptionally dry, so that BUNYARD was able to walk through many of the reed beds. He wrote:–

"In pushing my way through an extensive reed bed by the side of the road, I came across an old nest of Moorhen (*Gallinula chloropus*) on which, to my great surprise, two Cuckoo eggs were lying, one in the centre, the other on the edge. I recognised them as belonging to the Cuckoo in possession of the territory. Owing to previous experience I considered this was only a temporary resting place. I carefully marked the eggs '6' and '7' respectively with lead pencil and replaced them in their original positions.

On the morning of June 27th I found the two eggs where I had left them. As the Cuckoo was in the vicinity, I stayed to watch from a spot, with the reed bed, where the Moorhen's nest was situated, and the pollarded willow (*Salix – overlooking the reed bed*) in full view.

About 14.00 hours the Cuckoo came over, settled in the willow, and almost immediately planed down into the reeds, where the Moorhen's nest was situated. In less than a minute she returned to the willow and I had her in full view with my (*field*) glasses as she sat on a branch. I could see plainly that the bill was closed. There she sat motionless for about half an hour facing down the reed bed, where there was a Reed Warbler's nest with threee fresh eggs. At 14.45 she glided down to that nest, and in less than eight seconds she flew up from the reeds and away over the meadow bubbling loudly four times. I inspected the nest immediately; there were now two eggs of the Reed Warbler and the Cuckoo's egg, which I had marked '7', the number being easily legible, though much rubbed after having rested more than half an hour in the gullet. Then I inspected the Moorhen's nest and found only the egg marked '6' undisturbed.

On June 28th I inspected the Moorhen's nest and found egg marked '6' still there. The Cuckoo was not seen that day.

On June 29th I found egg marked '6' had disappeared. I inspected all the known Reed Warbler nests, but without result. On June 30th I went to a ditch 350 to 400 m from the pollarded willow. Here I had found the third and fourth eggs of the Cuckoo on June 18th and destroyed the nests of the fosterers. I had failed to find the second nest of one pair. I searched for and discovered this nest, which contained three Reed Warbler eggs and the Cuckoo's egg on which I could just see my figure '6'."

Six of the seven eggs of the Cuckoo are exhibited, including the eggs marked "7" and "6".

Bunyard's notes continue:–

"In all I secured seven eggs from this bird; one was too highly incubated to save; one was incubated but easily blown; the others were fresh except egg marked '6', which proved to be stale, i. e. the albumen was cloudy and the yolk congealed. I am of opinion that owing to the high wind experienced between June 22nd and 25th the Cuckoo was unable to deposit. Many of the nests available were almost horizontal; in some cases eggs had rolled out and reeds were broken."

He attributed egg "6" becoming stale through lying exposed too long in very dry and very hot weather.

On June 28th 1935 a hide had been placed 2·5 m from a Reed Warbler's nest as a deposition was expected there. On the 30th there were four fresh eggs. I give Mr. Bunyard's notes:–

"Just after 14.30 hours I entered the hide. At 15.32 the Cuckoo arrived clung to the nest in woodpeckerlike attitude, her shoulders level with the nest rim, but fortunately this time she faced the hide. She stretched her neck, opened her beak wide, and I saw distinctly the egg appear at the back of the throat and reach the bill. She placed her head in the nest raised it and flew. She did not take one of the Reed Warbler eggs, but her own was now in the nest with four of the fosterer. She was there no more than eight seconds. All reeds between the hide and the nest had been removed to give a clear view."

In 1950 when I was watching fully feathered chicks of Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) from a hide less than 2 m away, a chick facing me, suddenly stretched its neck, opened the beak wide, when the larger end of a black, elytra pellet appeared at the back of the throat, surrounded by the orange red membrane of the mouth. I saw it brought into the bill and dropped over the side of the nest. It was similar to the action described by Bunyard in the regurgitation of the egg by the Cuckoo, and showed me how accurate his description was.

Zur Biologie der Spechte (Film)

Heinz Sielmann

Institut für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht, München

(Tafeln 9–10)

Im Rahmen meiner filmbiologischen Arbeiten beim Institut für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht drehte ich in den Jahren 1953/54 einen Forschungsfilm über das Verhalten der Spechte mit dem Ziel, vor allem die wichtigsten artspezifischen Vorgänge zu beobachten und zu dokumentieren. Durch neuartige Ansitzkonstruktionen ist es gelungen, Schwarzspecht (*Dryocopus martius*), Buntspecht (*Dendrocopos major*) und Grünspecht (*Picus viridis*) innerhalb ihrer Baumhöhlen zu beobachten und – teilweise durch das Infrarotverfahren – ausführliche Aufnahmen über die Verhaltensweise der Spechte bei der Jungenbetreuung und Jugendentwicklung herzustellen.

Ausführlich werden die Funktionen des Spechtschnabels behandelt, zum Beispiel das Trommeln bei der Paarbildung und Revierverteidigung, das Zimmern der Nisthöhle, das Ablösungszeremoniell beim Schwarzspecht, das Perkutieren von Ast und Stämmen bei der Nahrungssuche. Ein zartes Stossen des Schnabels gegen die Schnabelwülste der Jungen dient zum Wecken und Auslösen des Sperrens. Beim Füttern der Jungen kommen Schwarz- und Buntspecht mit dem Kopf nach unten in die Höhle hinab – eine Kletterweise, zu der sie ausserhalb der Niststätte nicht befähigt sind.

Die Funktionen der Spechtzunge als Fangapparat werden in Zeitlupen gezeigt: Die «Harpunenzunge» des Buntspechts beim Herausziehen einer Käferlarve aus ihrem Bohrgang und die Bewegungen der noch längeren Grünspechtzunge beim «Herausleimen» von Ameisen und deren Puppen.

An der «Spechtschmiede» erfasste die Kamera das Zimmern der Passform zum Öffnen einer Haselnuss. Beim Hinabrollen der Nuss sträubt der Buntspecht das Gefieder und fängt sie jedesmal wie in einer Schürze auf.

Ferner behandelt der Film die Bedeutung der Zimmerarbeit der Spechte für die Ansiedlung anderer Höhlenbrüter.

Das Material wird als Unterrichtstonfassung, mit den wichtigsten Lautäusserungen synchronisiert, und als Hochschulfilm veröffentlicht.



Männchen des Schwarzspechts (*Dryocopus martius*) beim Füttern seiner sechs Tage alten Jungen.
(*Aufnahme von Heinz Sielmann*)



Männchen des Grossen Buntspechts (*Dendrocopos major*) nach der Fütterung der Jungen.
(*Aufnahme von Heinz Sielmann*)



Bienenfresser (*Merops apiaster*) an der Bruthöhle.

(*Aufnahme von Hans A. Traber*)



Brachschwalbe (*Glareola pratincola*) am Nest.

(*Aufnahme von Hans A. Traber*)

Vorführung des Farbfilms «Rund um das Rhonedelta»

HANS A. TRABER
Zürich

(Tafeln 11–12)

Der Farbfilm versucht einen Querschnitt zu geben durch die eigenartige Lebensgemeinschaft der Camargue. Die Wanderung führt vom nördlichen, unter Süsswassereinfluss stehenden Gebiet über Salzsteppen, Brackwasserseen vorbei an Lagunenlandschaften zum sandigen Strand des Mittelmeers. Zwischen schilfumsäumenden Gebüschgruppen nistet die Nachtigall, im dichten Schilfwald steht der Horst der Rohrweihe. In den Reissümpfen suchen Stelzenläufer nach ihrer Nahrung und brüten auf den Dämmen. Mit ihren langen Stelzenbeinen passen sie ausgezeichnet in diese Landschaft. Die Reissümpfe sind zum Teil dicht besiedelt vom eigentümlichen Kiefenfusskrebs (*Apus cancriformis*), der hier seine idealen Lebensbedingungen findet. Die frisch gesäten Reisfelder werden von der im Mittelmeerraum überall häufigen Ernteameise (*Messor barbatus*) geplündert. Sie ist imstande, in wenigen Stunden kiloweise Körner zu sammeln.

In den Salzsteppen, wo der hohe Kochsalzgehalt des Bodens nur noch das Wachstum der *Salicornia* erlaubt, finden wir nahe beieinander Brachschwalbe und Seeregenpfeifer beim Brutgeschäft. Staunen wir bei ersterer ob ihrer Flugkünste, bewundern wir bei letzterem sein gewandtes Laufen zwischen den Salicornienbüschen. Bei beiden können wir beim Brüten nicht von einem Wärmen der Eier sprechen, sondern von einem Beschatten vor den sengenden Strahlen der Mittelmeersonne. Ein Musterbeispiel für Tarnung ist die Schutzfärbung ihrer Eier.

In der Uferböschung des grossen Brackwassersees, des Vaccarès, umsäumt von blühenden Tamarisken, graben Bienenfresser ihre Bruthöhlen. Wir finden an diesem tropisch anmutenden Vogel fast alle Farben des Spektrums. Seine Nahrung besteht vorwiegend aus Insekten, deren Chitinpanzer er als Gewölle ausstösst.

Als Wahrzeichen der Camargue gelten die Flamingos, die wir in ihrem Brutrevier beobachten. Sie nisten auf Inseln in Lagunengebieten, nicht weit vom Meer entfernt. Ragen diese Inseln nur wenig über den Wasserspiegel, werden die charakteristischen Nestkegel gebaut; sind die Inseln wesentlich höher, befinden sich die Gelege direkt auf dem Boden. Eindrucksvoll wirkt die Grossaufnahme eines abfliegenden Schwarms.

Am Rande der Lagunen treffen wir Austernfischer und Säbelschnäbler und haben das grosse Glück, beim Schlüpfen eines jungen Säbelschnäblers dabei zu sein. Die ersten Gehversuche dieser Nestflüchter ergeben ein Bild rührender Hilflosigkeit.

Den wandernden Dünen gebieten prächtige Pinienwälder Einhalt. Im feinen Sand bringt der Pillendreher (*Scarabaeus sacer*) das Kunststück fertig, eine Höhle zu graben.

Er sammelt Kot, dreht diesen zu einer Pille, rollt sie über weite Strecken und versenkt diese in die gegrabene Höhle. Sie dient dort der jungen Brut als Nahrung. In den Pinienhainen horsten Seiden- und Nachtreiher. Sie gehören mit dem Purpurreiher zu den häufigsten Erscheinungen im Rhonedelta. Von diesen Pinienwäldern aus erblicken wir über Dünenwälle das Mittelmeer und beenden damit unsere Filmwanderung.

X.

MIGRATION

ZUGFORSCHUNG

MIGRATIONS

Acquisitions récentes sur la migration des Cigognes nord-africaines

GEORGES BOUET

Paris

Au dernier Congrès à Uppsala j'ai tenu au courant les ornithologistes des résultats obtenus jusqu'en 1949 par le baguage des jeunes des Cigognes nichant en Afrique du Nord, plus spécialement en Algérie. Je rappelle que le nombre des Cigognes baguées par mes soins ou sous ma direction, s'élevait de 1934 à 1949 à 4210.

De 1950 à 1953 les bagues dont ont été pourvus les centres algériens de Mirabeau (Alger), Relizane (Oran) et Bordj bou Arreridj (Constantine) ont été respectivement reparties de la façon suivante:

	Mirabeau	Relizane	Bordj bou Arreridj	Total
1950	175	50	125	350
1951	116	59	125	300
1952	125	75	100	300
1953	81	75	100	256
Total	497	259	450	1206

En résumé 1206 bagues ont été posées en Algérie de 1950 à 1953. Nous arrivons ainsi à un total de 5416 baguages effectués en Algérie depuis le début de nos recherches en 1934 jusqu'en 1953 inclus. Nous pouvons donner quelques précisions sur les opérations de baguage effectuées au Maroc par l'Institut scientifique chérifien du protectorat de 1947 à 1952. Cet organisme a pu faire poser 835 bagues, chiffre peu élevé eu égard au nombre de Cigognes nichant au Maroc. Nous n'avons pas de renseignements sur les baguages faits depuis lors.

Dans notre précédente communication nous avons signalé qu'un petit nombre de reprises avaient été notifiées à la Station de baguages de Paris. Les plus intéressantes se rapportaient à des Oiseaux capturés dans le centre de l'Afrique. Nous les rappelons aujourd'hui:

1° Une Cigogne baguée à Port-Lyautey (Maroc) en juin 1937 est retrouvée à Téra (Cercle de Dori, Soudan français) en octobre 1938.

2° Une Cigogne baguée à Tamara (Maroc) en 1939 est capturée en octobre 1939 à Nguru 12°55′ N. et 10°30′ E. (Nigéria du Nord à environ 400 km à l'ouest du lac Tchad).

3° Une Cigogne baguée à Mirabeau (Alger) en juin 1939 est reprise à Ippy (Oubangui-Chari, A.E.F.) en avril 1940.

4° Une Cigogne baguée à Mirabeau (Alger) en juin 1940 est capturée à Arumbi (Kivu, Congo belge) avant 1948 sans que la date exacte ait été précisée et ce renseignement n'est parvenu à la station de Paris qu'en 1948.

5° Une Cigogne baguée en juin 1940 à Bordj bou Arreridj (Constantine) a été reprise à Ntungamo 30°16′ E. et 0°52′ S. (Ouganda) en mars 1941. Depuis lors une seule reprise en Afrique centrale a été signalée:

6° Une Cigogne baguée à Port-Lyautey en juin 1938 par l'Administrateur de cette circonscription a été trouvée en mars-avril 1944 dans le district d'Alindao (Oubangui-Chari, A.E.F.). Les renseignements sur cette reprise n'ont été communiqués au centre de baguages de Paris qu'en 1952.

Les autres reprises concernant des localités situées à une distance relativement rapprochée du lieu de baguage, ne peuvent être d'aucune utilité pour l'interprétation des migrations des Cigognes nord-africaines. Nous n'en parlerons pas ici.

Les six reprises que nous venons de rappeler permettent de préciser que les Cigognes nord-africaines baguées descendent au moment de leur migration d'hiver jusqu'au Congo belge et l'Ouganda, mais semblent se cantonner plus particulièrement au nord de la grande forêt hygrophile dans les territoires de l'Oubangui-Chari.

Des renseignements qui nous ont été communiqués par le vétérinaire Rousselot qui réside depuis plus de deux ans à Brazzaville et fait de fréquentes tournées dans la colonie du Moyen-Congo, il résulte que ce naturaliste averti n'a jusqu'ici jamais observé de Cigognes blanches au-dessous de l'Equateur en savane (savane du sud du Congo de Chapin), comme en forêt hygrophile et qu'il n'a obtenu, à ce sujet, aucun renseignement positif des Européens et des indigènes résidant sur ce territoire. M. Rousselot (1941) avait été jadis, pendant son séjour dans la Colonie du Niger (Soudan français), le premier à signaler les vols de Cigognes venant de l'Afrique du Nord et traversant ce pays en direction du sud. Son témoignage pour le Moyen-Congo nous semble précieux. D'autre part, l'Institut français d'Afrique noire dont le siège est à Dakar, qui veut bien, à notre demande, s'occuper de la question du passage des Cigognes nord-africaines à travers l'Afrique occidentale française, nous a signalé que, en dehors de la Mauritanie, de la colonie du Niger et du nord du Soudan, les Cigognes qui ont pu y être observées, n'y séjournent pas, mais descendent vers le sud sans s'arrêter ni au Sénégal ni dans le sud du Soudan français. Nous devrions donc les retrouver depuis la Nigéria du Nord jusqu'au Tchad. C'est en effet ce qui a lieu et depuis de nombreuses années les naturalistes ont signalé la présence en hiver de nos migrateurs dans ces deux régions (Bannerman, 1930). Mais là encore les Oiseaux ne séjournent qu'un temps fort court aux abords des grandes mares de la Nigéria du Nord et du lac Tchad.

En ce qui concerne l'Oubangui-Chari où quelques-uns de nos Oiseaux bagués en Afrique du Nord ont été retrouvés, les renseignements obtenus de ce territoire, en particulier de l'Inspecteur des chasses L. Blancou, ornithologiste distingué, mentionnent que d'importants rassemblements de Cigognes n'ont jamais été observés par lui pendant les mois d'hiver. Quelques bandes peu importantes se rencontrent dans le nord de cette colonie. Ces observations concordent avec celles de Malbrant (1949), mais pour les deux naturalistes précités, le problème du séjour d'importants groupements, mobiles ou non, de Cigognes en hiver dans les deux territoires du Tchad et de l'Oubangui ne se pose pas et pour eux les Cigognes nord-africaines « n'hivernent » pas dans ces régions. Pas plus au Soudan français qu'en Afrique équatoriale, la présence d'importantes bandes de Cigognes suivant les immenses vols de Sauterelles migratrices (*Schistocerca gregaria* et *Locusta migratoria*) qu'on y observe, n'a été jusqu'ici constatée par les nombreux européens qui séjournent dans ces régions.

Le naturaliste belge R. Verheyen a publié en 1950 une étude sur «La Cigogne blanche dans son quartier d'hiver» au Congo belge. Dans un article qui va paraître dans le volume publié à l'occasion du Jubilé du Dr H. Schouteden, l'ancien directeur du Musée du Congo belge, nous discutons certains points de la théorie émise par M. Verheyen. En particulier pour l'auteur belge les Cigognes venant de l'Ouest de l'Europe et passant par Gibraltar ainsi que les Cigognes nord-africaines ne dépassent pas, au cours de leur migration d'hiver, la bordure nord de la forêt hygrophile du Cameroun et du Congo belge. Evidemment, pour étayer sa théorie le naturaliste belge doit se référer aux reprises d'Oiseaux bagués: au Cameroun (Dschang), au Moyen-Congo (Carnot) et Oubangui-Chari (Ippy); mais il nous paraît opportun d'attendre, avant de conclure, que les Cigognes nord-africaines établissent «leurs quartiers d'hiver» uniquement au nord de la forêt.

L'enquête à laquelle nous sommes livré en Afrique occidentale et en Afrique équatoriale françaises près des naturalistes français qui y séjournent, ne laisse pas entrevoir que les 40000 à 50000 Cigognes nord-africaines qui hivernent en Afrique tropicale se bornent à «vagabonder» dans les savanes oubanguiennes (sensu Chapin) pendant les mois de septembre à janvier.

Les naturalistes de l'Institut français d'Afrique noire, l'ornithologiste Heim de Balsac et nous-même avons signalé le passage de Cigognes par groupes assez importants en différents points de Mauritanie. La carte, que nous avons publiée en 1938 des migrations des Cigognes de l'Afrique du Nord, indique les points où des Cigognes avaient été observées. En décembre 1934, un groupe de quarante de ces Oiseaux avait été signalé à Ali ben Tili (Colonel Charbonneau). En 1954, des Cigognes (500) ont été aperçues en janvier au même point. D'autres groupes sont signalés chaque année par les différents postes administratifs, mais leur importance est relativement faible et il paraît difficile d'admettre que la totalité (peut-être 30000 à 40000) des Cigognes marocaines empruntent uniquement cette voie pour gagner le centre de l'Afrique. La découverte par le zoologiste J. B. Panouse de l'Institut scientifique chérifien d'une route de migration le long de la côte atlantique marocaine ne peut que confirmer le passage par la Mauritanie d'un certain nombre de Cigognes marocaines. Cette constatation n'infirme pas, à nos yeux, la possibilité que nous avons esquissée d'une route par la vallée de la Saoura, mais nous devons reconnaître notre ignorance en ce qui concerne le trajet que suivent ces Oiseaux depuis la Mauritanie ou l'Ouest du Sahara jusqu'au centre africain où trois Cigognes baguées au Maroc ont été reprises. C'est là le problème de demain et nous espérons qu'avec le concours de nos naturalistes et des autorités administratives de ces territoires que nous occupons, nous arriverons, dans quelques années, à vous en apporter la solution.

BIBLIOGRAPHIE

Bannerman, D. A. (1930): *The Birds of Tropical West Africa.* Vol. 1. Londres.

Bouet, G. (1938): *Nouvelles recherches sur les Cigognes blanches de l'Afrique du Nord.* Oiseau [N.S.] *8:* 20–45.

Malbrant, R. (1949): *Les migrations de la Cigogne blanche en Afrique équatoriale française.* Oiseau [N.S.] *19:* 113–117.

Panouse, J. B. (1949): *Migrations des Cigognes marocaines.* Bull. Soc. Sci. nat. Maroc *29:* 217–227.

Rousselot, R. (1941): *Migrations des Cigognes nord-africaines.* Oiseau [N.S.] *11:* 41–43.

Verheyen, R. (1950): *La Cigogne blanche dans son quartier d'hiver.* Le Gerfaut *40:* 1–17.

Simultaneous Migration Watches for Swifts in the British Isles

Henry G. Hurrell
Moorgate, Wrangaton, Devon

Some years ago a co-operative method of studying the migration of the Swift *Apus apus* was developed in the British Isles. We first used the method in 1934 for autumn migrants when the Devon Bird-watching Society sponsored several "watches". Observers manned various coastal points in Devon and some inland ones on selected days in the early morning. Details of any migration observed were sent to me. From these I compiled results which sometimes showed a trend between west and south though they were often variable and confused.

This was rather disappointing so we turned our attention to spring migrants. Few of these travel regularly by day so our final choice lay between the Swallow and the Swift. The Swift was chosen because it is so distinctive, whereas Swallows and Martins can easily be confused in flight. A further advantage is that Swifts have a concentrated migration period and a substantial passage is likely in England during the second week in May. A convenient day between May 7th and May 14th was selected each year for five years from 1935 to 1939 inclusive when observers were asked to watch for and report upon migratory movements of Swifts.

These "Swift Watches", as we called them, were at first confined to the S.W. of England, but they paved the way for five further watches on a much larger scale from 1947 to 1951 inclusive. Under the auspices of the British Trust for Ornithology as much of the whole country as possible was covered. In these more extensive watches, up to 500 people participated. Even so, there was only a thin network of observers. The nearest observers were usually separated by many miles. Under these conditions it could not be expected that the course of particular groups of Swifts would be plotted across the country. We hoped, nevertheless, that main directional trends would be discerned. The last three watches were concerned, not with a single day, but with the whole arrival period up to May 15th.

It is important to emphasise the weather conditions during the watches. During the nation-wide watches the weather was anti-cyclonic and favourable for an uninterrupted passage. There was a marked absence of strong wind. Even so it was not to be expected that migrating Swifts throughout the country would all fly in one direction. There were, in fact, variations in direction, but chiefly within the northern half of the compass. The main trend was between the north and north-east. Few were taking an opposite course. It is not clear why the trend should be between north and north-east rather than between north and north-west. It may be mentioned in this connection that the main wave of

Swifts arrives at least two days earlier in the western half of the country. Incoming Swifts were noted at various points along the south coast of England. There was no sign of any attempt to reduce the length of the sea-crossing by favouring the eastern end of the Channel.

It has been clearly shown during the Swift watches that passage Swifts habitually visit possible nesting sites en route. Swifts normally nest in buildings, and they have sites in one or more of the older buildings in most villages or towns. We have numerous records of migrating Swifts circling above such places for some time before passing on. This frequently happens before the local breeding Swifts appear. The paths taken by passage Swifts show that they may converge upon these sites and scatter to some extent on leaving them. When Swifts are flying very high they sometimes keep up out of sight between these stages, but descend into view when over a site area.

The height at which Swifts travel may vary greatly. A medium height is frequent, but there is evidence that, at times, in fine weather, they fly so high that they are out of sight. This means that some migration, even in daytime, is unlikely to be noticed by watchers on the ground. We strongly suspect that the afternoon lull, which has often been noticed, is due to the birds going up out of sight.

Attempts were made to estimate the speed of migrating Swifts. Timing with a stop watch over a measured distance showed results varying from 5½ to 30 miles per hour ground speed for birds flying straight. Speeds of under 30 miles per hour were also obtained when passage Swifts were paced by cycle or motor car. A marked Swift, released away from its home, covered 75 miles in almost exactly 3 hours; a rate of 25 miles per hour. It often happens that the progress of passage Swifts is held up by circling and flying to and fro. Sometimes while circling they drift along almost imperceptibly. An example of this occurred during the final Swift watch, when observers walked northwards under one circling party which took 63 minutes to cover 2½ miles.

The number of Swifts which travel together on migration may vary widely. Large numbers sometimes associate, but more commonly they travel in ones, twos or small parties. There have been more occasions when single birds have been seen on passage than two birds in company. The 1947 watch was exceptional because twos were more often reported than single birds. An interesting point is that the proportion of twos to ones increases as the season advances. The pairing of the birds is an obvious explanation for this, but I have hesitated to use the "pair" because the sexes appear similar. The small parties which have been reported, more often consisted of even numbers than odd.

Within the last three watches Mr. Arnold Darlington organised a close network of observers over a limited area in East Anglia. They were assisted by mobile squads, each consisting of three cyclists, for following up flight-lines. This enabled the actual course of the birds to be traced over several miles. It was found that when conditions were rather cold and there was low cloud the Swifts were following rivers. In some cases the path of individual Swifts could be traced over a watershed. This was only possible by observers making use of portable wireless transmitters and receivers. It was found that they were flying up a river flowing south till they reached its source. Then they circled up and crossed the watershed to the source of another river on the other side flowing north. They then proceeded down this river flying north, the main direction

of their migration at the time. An aerial drag-net attached to a kite proved that there was much more insect food over the rivers than the surrounding countryside. This suggested that they were following the rivers for their food supply rather than as guiding lines. This view was supported by the fact that under warmer conditions they did not adhere to the rivers. This intensive method of following the actual course of the birds also revealed a remarkable case of Swifts doubling back to an important feeding area after having by-passed it.

As the spring watches proceeded, there was increasing evidence of large scale movements in the middle of the breeding season. Reports were received of large coastal movements on our east and south coasts in June when almost all our breeding Swifts have either eggs or young. These movements sometimes occur in fine anti-cyclonic weather. There is also evidence which points to an influx from the Continent to England in the middle of the breeding season. Further investigations are being made to discover the purpose of these mid-season movements.

In conclusion I would like to express my gratitude to the members of the British Trust for Ornithology and others who have reported on migrating Swifts and so helped in the study of Swift migration.

REFERENCES

DARLINGTON, A. (1951): *The Use of Mobile Observers in the Study of Patterns of Migration.* Brit. Birds *44:* 152–157.

HARBER, D. D. (1952): *Mid-season Movements of Swifts in Sussex.* Brit. Birds *45:* 216–218.

HURRELL, H. G. (1947–51): Reports on Special Watches for Migrant Swifts circulated by the B.T.O.

– (1951): *The Movements of Swifts in Summer.* Brit. Birds *44:* 146–152.

KOSKIMIES, J. (1947): *On Movements of the Swift during the Breeding Season.* Ornis Fennica *24:* No. 3–4.

– (1950): *The Life of the Swift, Micropus apus, in Relation to the Weather.* Ann. Acad. Sci. Fennica *4:* Biol. No. 15.

LACK, D. and E. (1951): *The Breeding Biology of the Swift.* Ibis *93:* 501–546.

Voraussetzungen und Folgeerscheinungen der Fernwanderungen bei Zugvögeln

FRIEDRICH A. KIPP
Marbach am Neckar

Aus naheliegenden Gründen wird die Zugforschung als ein besonderer Sektor der Ornithologie gepflegt. Wir dürfen dabei aber nicht vergessen, dass im Lebenszyklus des Vogels der Wanderzug doch nur eine Teilerscheinung darstellt und dass dementsprechend der Zug in Wechselbeziehung zu den verschiedensten anderen Eigenschaften des Vogels steht. Er ist einerseits in der besonderen Eigenart des Lebensgefüges des Vogels *verankert*, andererseits hat er aber auch wieder bedeutende *Rückwirkungen* auf dasselbe. Der Verfasser hat sich seit Jahren speziell mit den Wechselbeziehungen des Zuges (sie betreffen das morphologische, biologische und tiergeographische Gebiet) beschäftigt und möchte hier in kürzester Fassung einen Überblick über die wichtigsten Feststellungen geben. Da es im Rahmen dieser Darstellung nicht möglich ist, die Dinge im einzelnen zu belegen, muss in den meisten Punkten auf die bereits vorhandene Literatur verwiesen werden. – Da die biologischen Zusammenhänge bei Arten mit hochentwickeltem Wanderzug am deutlichsten ausgeprägt sind, werden die folgenden Ausführungen fast nur die *Fernwanderer* unter den Zugvögeln betreffen.

Flügelbau und Wanderzug

Es hängt vor allem vom Flügelbau ab, inwieweit eine Vogelart für das Zurücklegen weiter Strecken durch aktiven Flug ausgerüstet ist. Die Bedeutung, welche der Flügelstruktur für das Verständnis der Zugerscheinungen zukommt, wird besonders bei den *primär spitzflügligen Vogelformen* ersichtlich. Zu diesen rechne ich diejenigen Arten, welche schon durch ihre allgemeine Lebensweise – also zunächst ganz abgesehen vom Zug – ausgezeichnete Streckenflieger oder sogar Dauerflieger sind. Als solche sind zu nennen: Schwalben, Segler, Bienenfresser, Falken, die meisten Limicolengattungen, Seeschwalben, Sturmschwalben u. a. mehr. Durch ihren sehr langen und spitzgeformten Handflügel erscheinen die Vertreter dieser Gruppen für den Zug geradezu prädestiniert und schon von vornherein für Fernwanderungen ausgerüstet. Tatsächlich führen die meisten dieser Arten extrem weite Zugbewegungen aus, häufig bis in die südlichsten Teile der Südkontinente, manche auch bis zu entlegenen ozeanischen Inseln.

Dabei ist zu beachten, dass zum Beispiel die Nahrungsansprüche sehr verschiedenartig sind. Nur bei Schwalben und Seglern kann in den Ernährungsbedingungen ein wesentlicher Faktor für die Ausdehnung ihrer Wanderungen gesehen werden. Bei den meisten anderen Spitzflügligen, vor allem den Limicolen und Seeschwalben, erschiene

es auf Grund ihrer Ernährungsweise unbegründet, wollte man ihre erstaunlich weiträumigen, mit frühem Wegzug und später Rückkunft verbundenen Wanderungen auf den Zwang äusserer Umstände zurückführen.

Der Zug der primär spitzflügligen Arten muss daher unter einem ganz anderen Aspekt betrachtet werden als zum Beispiel der Zug der Winterflüchter. Bei den letzteren sind es zwingende Umweltbedingungen, die das Zugverhalten formen; bei den ersteren ist es der aus der grossartigen Steigerung des Flugvermögens resultierende Freiheitsgrad (Kipp, 1942). Nur die so ausserordentlich bewegliche Lebensart macht es verständlich, weshalb viele der spitzflügligen Formen eine Art Pendelzug zwischen den beiden Erdhemisphären entsprechend dem Jahreszeitenwechsel ausführen und ihren Aufenthalt jeweils auf solche Gebiete der Erde verlegen, welche unter Sommerbedingungen stehen. Die souveräne Fähigkeit zur Bezwingung von Raumunterschieden kommt auch in der Tatsache zum Ausdruck, dass manche Arten weit abgelegene ozeanische Inseln als Zugziele wählen (zum Beispiel *Limosa lapponica*, *Numenius tahitiensis*) oder dass auch absolut wasserfremde Vögel es nicht scheuen, über den freien Ozean zu ziehen (zum Beispiel *Falco vespertinus amurensis*, der eine rund 2500 km weite Strecke über den indischen Ozean nach Afrika zurücklegt). Bei weniger flugtüchtigen Arten wären solche Zugbewegungen existenzgefährdend. – Die Deutung der Zugerscheinungen bedarf deshalb einer differenzierteren Behandlung, als sie meist geübt wird, wobei vor allem die unterschiedlichen Voraussetzungen hinsichtlich des Flugvermögens in Betracht zu ziehen sind[1].

Die sekundäre Umbildung des Flügels. In vielen Familien ist der Flügelbau nicht primär auf den Streckenflug abgestimmt, sondern erhielt erst im Zusammenhang mit dem Zug selbst eine spitzere, für die Bezwingung grösserer Flugstrecken geeignete Gestalt. Die in den Tropen oder in tropennahen Zonen lebenden Arten oder Rassen, welche nicht oder nur wenig wandern, zeigen dann einen relativ kurzen runden Flügel, wogegen die in nördlichen Gebieten lebenden Arten (bzw. Rassen), die sich zu Zugvögeln entwickelten, eine längere Flügelhand aufweisen. Dieses Verhältnis (im Süden stumpfflüglige, im Norden mehr oder weniger spitzflüglige Arten bzw. Rassen) findet man zum Beispiel in folgenden Gruppen: *Coracias*, *Jynx*, *Oriolus*, *Motacilla*, *Phoenicurus*, *Oenanthe*, *Pratincola*, *Acrocephalus*, *Sylvia* u.a.m. (Über Flügelunterschiede bei Rassen vgl. besonders Kleinschmidt, 1906 und Rensch, 1938 bzw. 1934; über Artunterschiede Kipp, 1936 und 1942.) In mehreren der genannten Gattungen lassen sich schöne Stufenreihen aufzeigen: Je weiter eine Art in nördliche Regionen vorgedrungen ist, je zwingender also die Veranlassung zum Zug war, um so mehr haben die äusseren Handschwingungen eine Verlängerung erfahren.

[1] Es sei hier ein kurzer Hinweis auf die «Wanderfalter» unter den Schmetterlingen gestattet. Eine Reihe von Arten wandert mehr oder weniger regelmässig aus dem mediterranen Raum in die mitteleuropäischen und sogar nordeuropäischen Länder ein. Die betreffenden Populationen schreiten zwar im neuen Gebiet zur Fortpflanzung, doch übersteht ihre Nachkommenschaft nicht den Winter. Rückwanderungen liessen sich bisher nicht feststellen. Insofern ist das Phänomen dem Vogelzug sehr unähnlich. Interessieren muss aber die Tatsache, dass es sich bei den Wanderfaltern mit wenigen Ausnahmen um Arten handelt, die sich durch eine besonders rasche, bewegliche Flugweise vor anderen Schmetterlingen auszeichnen (mehrere der besonders flugkräftigen Sphingidenarten, *Plusia gamma*, *Pyrameis cardui* und *P. atalanta*, *Colias croceus*).

Obgleich die Umbildung des Flügels in diesen Gruppen offensichtlich eine Folgeerscheinung des Zuges ist, hat sie dann doch auch wieder Rückwirkungen auf die Zugentwicklung selbst. Es ist bekannt, dass häufig die nördlicher lebenden Formen einer Verwandtschaftsgruppe über die Überwinterungsgebiete der südlicheren Vertreter hinwegziehen und ihr Winterquartier weiter südlich als diese haben. Wo diese sogenannte *Zugwegverlängerung* ein stärkeres Ausmass erreicht, ist sie stets an die Umbildung des Flügels gebunden. Die nördlicheren Vertreter, die eine höhere Flugtüchtigkeit erlangten, neigen dann ebenfalls zu Fernwanderungen, die in den Extremfällen an die Verhältnisse bei den primär spitzflügligen Arten heranreichen.

Zug und Fortpflanzungsziffer

In der Fortpflanzungsziffer europäischer Vögel (ermittelt aus der Gelegegrösse und der Zahl der Bruten) bestehen oft überraschend grosse Unterschiede zwischen den einzelnen Arten. So haben – um einen Extremfall zu nennen – die Meisen (*Parus*) etwa 8–10 Eier im Gelege, ausserdem brüten die meisten *Parus*arten zweimal jährlich. Die Rohrsänger (*Acrocephalus*) hingegen legen nur 4–5 Eier und zeitigen selten mehr als eine Brut. – Der Star (*Sturnus vulgaris*) hat 5–6 Eier, auch kommen Zweitbruten vor; der Pirol (*Oriolus oriolus*) nur 3–4 Eier. Man muss sich fragen, weshalb eine Reihe von Arten eine so viel höhere Fortpflanzungsziffer nötig hat, um ihren Bestand zu erhalten. Die Berücksichtigung der Zugverhältnisse bringt eine weitgehende Klärung auf diesem Gebiet.

Bei der Untersuchung mitteleuropäischer Vogelarten ergibt sich folgende *Regel*: Standvögel sowie Zugvögel mit kurzen Wanderungen haben meist entweder zwei Jahresbruten oder eine relativ hohe Eierzahl im Gelege. Diejenigen Zugvögel dagegen, welche nur wenige Sommermonate bei uns verbringen und dann in die tropische (oder südlich gemässigte) Zone ziehen, brüten nur einmal im Jahr oder haben relativ kleine Gelege (vgl. Kipp, 1943 und 1948, wo auch Ausnahmen verzeichnet sind).

Hier können nur einige wenige Beispiele genannt werden. Die Tabelle (S. 646) stellt jeweils zwei verwandte Arten zum Vergleich. Unter diesen haben die Tropenwanderer nur eine Brut (*A*) oder eine kleinere Eierzahl (*B*).

Da die Vermehrungsziffer einer Vogelart ungefähr ihrer Verlustquote entspricht, muss aus den angegebenen Verhältnissen der Schluss gezogen werden, dass die in die Tropen wandernden Zugvögel durchschnittlich geringere Verluste erleiden als jene Vogelarten, welche den Winter noch im europäischen Raume verbringen. Dieser unausweichlichen Schlussfolgerung scheinen nun aber die Berichte von Zugkatastrophen entgegenzustehen. Es muss jedoch bedacht werden, dass es sich bei den Zugkatastrophen doch um örtlich und zeitlich begrenzte Geschehnisse handelt, und dass wohl vorwiegend die spät ziehenden Arten von denselben betroffen werden. Das nördliche Winterhalbjahr aber zehrt Monate hindurch am ganzen Bestand der ausharrenden Arten. Strenge Winter führen oft zu sehr einschneidenden Einbussen unter den Wintervögeln. Durch ihre höhere Vermehrungsziffer werden die Verluste, die das Winterhalbjahr bringt, gewöhnlich in kurzer Zeit wieder ausgeglichen.

Dass tropische Vogelarten meist weniger Eier haben als Vögel gemässigter Zonen,

	Eierzahl des Geleges	Zahl der Bruten	Aufenthaltszeit im Brutgebiet	Winterquartier
A				
Anthus pratensis	4–6	2	7 Monate	Mittelmeerländer
Anthus trivialis	5	1	5 Monate	mittleres Afrika
Motacilla cinerea	5–6	2	8–9 Monate	Südeuropa, sofern nicht Standvogel
Motacilla flava	4–6	1	5 Monate	tropisches und südliches Afrika
Phylloscopus collybita . .	5–6	meist 2	7 Monate	Mittelmeerländer, Nordafrika
Phylloscopus trochilus . .	5–7	1	5(–6) Monate	tropisches und südliches Afrika
Saxicola torquata . . .	5–6	2	7–8 Monate	Mittelmeerländer
Saxicola rubetra	5–6	1	4–5 Monate	tropisches Afrika
B				
Falco tinnunculus	5–6	1	8–12 Monate	meist Stand- und Strichvogel
Falco subbuteo	2–4	1	4–5 Monate	tropisches und südliches Afrika
Perdix perdix	10–20	1	12 Monate	Standvogel
Coturnix coturnix . . .	7–14	1	4 Monate	tropisches Afrika

wurde von verschiedenen Autoren belegt (Hesse, Snethlage, Rensch, vgl. besonders Moreau, 1944); bei tropischen Passeres sind 2–3 Eier nicht selten. Zweifellos ist die Verlustquote in den Tropen geringer, und das wirkt sich auch für die dort überwinternden paläarktischen Zugvögel aus.

Der Flügelbau bildet, wie gezeigt wurde, die Grundlage für die Zugwegverlängerung und Fernwanderung. Die durchschnittlich geringere Verlustquote kann als ein Faktor betrachtet werden, der die Fernwanderung begünstigt.

Zug und Mauser

Über den Mauserzyklus der Zugvögel möchte ich mich sehr kurz fassen, muss jedoch zunächst einige Bemerkungen über die Mauserbedingungen vorausschicken. Auf der *Nordhalbkugel* fällt die Hauptmauserzeit auf die Monate Juli bis September, also im wesentlichen noch auf die Hochsommerzeit. (Nur Arten, welche ein besonderes Brutkleid anlegen, haben eine zweite, meist partielle Mauser zu anderen Zeitpunkten.) In den *Tropen* findet man während des ganzen Jahres mausernde Vogelarten. Auf der *Südhemisphäre* ist die Hauptmauserzeit von Januar bis März, also während der dortigen Sommermonate. Die Annahme liegt nahe, dass der Mauserprozess durch jahreszeitliche Bedingungen, welche an den Sommer geknüpft sind, entweder begünstigt oder vielleicht sogar ausgelöst wird. Eine experimentelle Bestätigung findet diese Vermutung durch die Tatsache, dass Vögel der Südhalbkugel, welche man in unsere zoologischen Gärten verpflanzt, meist sehr rasch ihre Mauser auf den nördlichen Sommer umstellen (Kipp, 1936). Welche Faktoren dafür in Frage kommen (Licht, Tageslänge?) bedarf noch der Untersuchung. – Bekanntlich machen zahlreiche Zugvögel, namentlich unter den Passeriformes, im Winterquartier eine zweite Mauser durch, auch wenn keine Unterschiede zwischen Ruhe- und Brutkleid vorhanden sind. Diese zweite Mauser wird ver-

ständlich, wenn wir in Betracht ziehen, dass die Zugvögel bei ihrem Aufenthalt in den Tropen und in südlich gemässigten Breiten erneut den sommerlichen Bedingungen ausgesetzt sind. Die dort ausgelöste Mauser ist somit eine, wenn auch indirekte Folgeerscheinung der Fernwanderung. Zugvögel, welche schon im mediterranen Raum überwintern, haben in der Regel keine zweite Mauser.

Einige Arten, deren Aufenthaltszeit im Brutgebiet durch das Fortpflanzungsgeschäft weitgehend ausgefüllt ist, mausern nur im südlichen Winterquartier. Die eigentliche Brutmauser ist dann völlig unterdrückt (*Apus apus*, *Falco subbuteo*). Die Erörterung der verschiedenen Übergangszustände mit fortschreitender Unterdrückung der Brutmauser wäre die Aufgabe einer gesonderten Darstellung. Wir sehen jedenfalls, dass in Auswirkung des Zuges eine durchgreifende Umgestaltung des Mauserzyklus stattfinden kann.

Fernwanderung und Kolonisation

Obgleich die Zeitspanne des Südaufenthaltes bei vielen Zugvögeln oft fast ebenso lang währt wie ihre Aufenthaltszeit im Norden, schreiten sie im Winterquartier nicht zur Brut. In seltenen Fällen kommt es aber doch vor, dass sich paläarktische Zugvögel im südlichen oder tropischen Afrika ansiedeln und dort brüten. Über das Brüten des weissen Storches (*Ciconia ciconia*) in Südafrika gibt es schon ältere, allerdings fragwürdige Berichte. Neuerdings steht zuverlässig fest, dass ein Storchpaar in den Jahren 1935–1942 auf einer Farm im Distrikt Outsshoorn in Südafrika erfolgreich zur Brut schritt[1]. Auch in Süd-Rhodesia sollen Bruten stattgefunden haben. Zu einer beständigen Ansiedlung aber haben diese Vorkommnisse anscheinend bisher nicht geführt. Dagegen weiss man, dass der Schwarzstorch (*Ciconia nigra*) seit etwa 50 Jahren regelmässig in Südafrika – wenn auch nur an wenigen Stellen – brütet. Bei den beiden Storcharten lässt sich nicht bezweifeln, dass die Ansiedlung in Südafrika durch paläarktische Zugvögel erfolgt ist. Eine solche Neuansiedlung von Fernwanderern im Winterquartier möchte ich als *Kolonisation* bezeichnen.

Nun gibt es eine Reihe weiterer paläarktischer Formen, welche im südlichen oder mittleren Afrika gänzlich isolierte und räumlich sehr kleine Brutvorkommen aufweisen, so: *Ardea c. cinerera*, *Ardea p. purpurea*, *Egretta g. garzetta*, *Ardeola ralloides*, *Nycticorax nycticorax*, *Plegadis f. falcinellus*, *Recurvirostra avosetta*, *Actitis hypoleucos*, *Chlidonias leucoptera*, *Hydroprogene c. caspia*, *Merops apiaster*.

Bezeichnend in allen diesen Fällen ist: 1. Dass die afrikanischen Brutbezirke völlig abseits, viele 1000 km getrennt vom Hauptverbreitungsgebiet liegen; – 2. dass es sich um kleine, oft nur lokale Brutvorkommen handelt; bei manchen Arten sind es deren mehrere, die punktartig im mittel- und südafrikanischen Raum verstreut liegen (vgl. Mackworth-Praed und Grant, 1952); – 3. dass die afrikanischen Brutvögel sub-

[1] Die Bruten fanden im Oktober und November statt, also dem dortigen Jahreslauf angepasst. Die Jungen wanderten, wenigstens in den ersten Jahren, mit den europäischen Überwinterern ab (vgl. Stresemann, Orn. Mber. 1943, S. 44). – Im zoologischen Garten in Lima, Peru, gehaltene europäische Störche schritten ebenfalls im Oktober zur Fortpflanzung. Man ersieht daraus, dass eine rasche Umstellung des Brutzyklus möglich ist.

spezifisch mit den europäisch-asiatischen Vögeln identisch sind; – 4. dass die afrikanischen Brutstellen noch im Zugbereich der paläarktischen Wanderer liegen.

Wir dürfen annehmen, dass die in Rede stehenden süd- und mittelafrikanischen Brutstätten durch Kolonisation entstanden sind. Für die andere Deutung, dass es sich um Restareale von einer ehemals viel weiteren, mit den paläarktischen Gebieten kontinuierlich zusammenhängenden Verbreitung der betreffenden Subspezies handle, lassen sich keine Argumente anführen. – Von Interesse ist, dass die Ansiedler, soweit sie in Südafrika brüten, ebenfalls zu Wanderungen neigen und während des dortigen Winters nach Norden ziehen, zum Beispiel *Merops apiaster* nach Ostafrika (Mackworth-Praed, 1952).

Erwähnt sei noch, dass die genannten Arten, welche als Kolonisatoren in Frage kommen, ihre Hauptverbreitung in den mittleren und südlichen Teilen Europas und Asiens haben. Für Arten, die dem arktischen Verbreitungstyp angehören und ebenfalls regelmässig als Zuggäste in Mittel- und Südafrika auftreten, sind offenbar die Voraussetzungen für eine Ansiedlung in diesem Raum nicht gegeben.

LITERATUR

Kipp, F. A. (1936): *Studien über den Vogelzug in Zusammenhang mit dem Flügelbau und Mauserzyklus.* Mitt. Vogelwelt *35:* 49–80.

– (1942): *Über Flügelbau und Wanderzug der Vögel.* Biol. Zbl. *62:* 289–299.

– (1943): *Beziehungen zwischen dem Zug und der Brutbiologie der Vögel.* J. Orn. *91:* 144–153.

– (1948): *Über die Eierzahl der Vögel.* Biol. Zbl. *67:* 250–267.

Kleinschmidt, O. (1905–33): *Berajah, Zoographia infinita.*

Mackworth-Praed, C. W., und Grant, C. H. B. (1952): *Birds of Eastern and North-Eastern Africa.*

Moreau, R. E. (1944): *Clutch-size: A Comparative Study, with Special Reference to African Birds.* Ibis *1944:* 286–337.

Rensch, B. (1938): *Einwirkung des Klimas bei der Ausprägung von Vogelrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Flügelform und der Eizahl.* Proc. VIII. Int. Orn. Congr. 1934: 285–311.

Sur les migrations en Méditerranée et dans l'Atlantique de *Larus melanocephalus* [1]

NOËL MAYAUD
Paris

Larus melanocephalus n'est connu se reproduire que dans les îles des mers Noire et Egée et terres situées sur le pourtour, Crimée et Dobroudja singulièrement. Les données que nous possédons sur ses migrations sont constituées principalement par des observations faites sur les lieux d'hivernage et, depuis quelques années, par les résultats des baguages faits à l'île d'Orlov à l'embouchure du Dniéper (une centaine de reprises).

En Crimée, dès le début de juillet, des déplacements d'adultes, parfois très importants, ont été notés en direction de l'Est (FRANK). Les observations sont rares pour la traversée du Bosphore et des Dardanelles, de même que pour la mer Egée où elles peuvent se confondre avec des mouvements de reproducteurs locaux: MAKATSCH a vu des Mélanocéphales en juillet et août et de mars à mai, à Salonique, et en nombre en juillet, au delta de l'Ewros.

Il semble que la Méditerranée orientale ne soit visitée qu'occasionnellement et en nombre restreint, de même que la côte de Cyrénaïque (18-20 août, septembre, décembre à février) (STANFORD); 3 reprises de sujets russes à Tripoli (octobre et décembre) (MOLTONI). La migration prénuptiale a été notée à Chypre (avril) et en Anatolie (avril-mai).

L'espèce est bien répandue dans la moitié septentrionale de la Tunisie, entre octobre et le début de mai (14 reprises de Russes); nombreuse à Malte et Gozo en hiver (1 reprise à Pantelleria, décembre, 1 à Malte, janvier).

En Adriatique, l'espèce est fréquente dans le golfe de Venise et les Pouilles à partir de la mi-juillet à avril avec passage en été et en mars–avril (ARRIGONI); notée également hivernale à Durazzo jusqu'en avril (TICEHURST et WHISTLER). 14 reprises de sujets russes dans le fond de l'Adriatique (6 d'août à novembre, 1 en janvier, 7 en mars) (MOLTONI), et une dans l'intérieur (Lombardie, novembre). Il y a deux reprises en Calabre (avril).

Il semble que l'espèce hiverne en nombre le plus grand en Sicile (ARRIGONI, WHITAKER). Il y a 33 reprises de sujets russes, surtout autour de Palerme (d'octobre à avril) (MOLTONI). Par contre, l'espèce est très rare en Sardaigne et en Corse, étant à peine citée.

Sur les côtes italiennes de la mer Tyrrhénienne, elle serait abondante (ARRIGONI) quoique semblant irrégulière; environs de Naples, mars-avril (TUCKER et v. OORDT); Latium, entre 28 septembre et 22 avril (ALEXANDER). 4 reprises de sujets russes devant Pise et sur le littoral ligure (novembre, mars, avril) (MOLTONI).

La Mouette mélanocéphale hiverne en nombre irrégulier devant Nice et sur le littoral

[1] On trouvera l'étude complète et détaillée dans «Alauda» 1954, n° 4.

provençal et celui du golfe du Lion; 5 reprises de sujets russes d'octobre à avril, et en outre une en août près Montpellier.

Elle est citée rare en hiver aux Baléares (jusqu'en avril) (Munn). En Espagne elle n'est citée sur la côte méditerranéenne que durant la mauvaise saison (Irby, Lilford). Il y a 15 reprises de sujets russes entre octobre et mars.

Sur les côtes algériennes, Loche la disait commune durant la mauvaise saison. Une seule reprise de Russe en novembre.

Au Maroc, une seule observation d'une petite troupe en avril près de Rabat (Hartert); et 2 reprises de Russes: Tétuan, novembre, Mazagan, décembre.

Il n'y a que 4 captures au Portugal, novembre et mars (Tait).



Reprises des *Larus melanocephalus* bagués à l'île d'Orlov. Les chiffres indiquent le nombre des reprises par localités.

L'espèce hiverne donc en Méditerranée, surtout Méditerranée centrale (Adriatique, mer Tyrrhénienne à Tunisie) où elle est notée à partir d'août, un passage de mars à mai pouvant être relevé. Elle est bien plus rare en Méditerranée occidentale (d'octobre à avril) et quelques sujets seulement passent le détroit de Gibraltar, semble-t-il.

D'autre part, il existe un certain nombre d'observations de l'espèce sur les côtes de la Baltique, de la mer du Nord, de la Manche et de l'Atlantique (1 en Estonie, 2 en Suède, 1 en Norvège?, plusieurs en Prusse orientale et Mecklembourg, plusieurs aux Pays-Bas, une dizaine en Angleterre, près d'une trentaine en France) s'échelonnant entre juillet et mai (avec des cas exceptionnels de séjour ou de nidification avec *L. ridibundus* aux Pays-Bas). A ces observations viennent s'ajouter une reprise d'un sujet russe dans le Nord du Danemark (septembre) et 8 reprises de Russes sur les côtes françaises du Pas-de-Calais

aux Pyrénées juillet, septembre, octobre, novembre et avril); en outre une reprise d'un sujet russe, jeune, près la Corogne, Espagne, le 20 août.

Les données sur l'apparition de l'espèce en Europe centrale (Hongrie, Yougoslavie, Autriche, Allemagne, Pologne) sont assez rares. En Suisse il y a quelque 10 observations, plus 17 et une reprise de sujet russe sur le Léman (de juillet à mai): on peut penser que ces sujets sont arrivés non en remontant la vallée du Rhône, mais en suivant la voie du Danube; il y a une cinquantaine d'années, l'espèce n'était pas rare au lac Balaton en été, et il en serait encore peut-être de même certaines années; une reprise de sujet russe sur les bords du Balaton en août (Keve, Patkai, 1954).

Comme un nombre non négligeable (10 reprises) de sujets russes se sont fait reprendre du Danemark à la Corogne, on peut en déduire que la majorité des Mouettes mélanocéphales que l'on a rencontrées de la Baltique à la Corogne, sont originaires de l'île d'Orlow, en mer Noire; et étant donné que ces Mouettes apparaissent dès juillet et août dans la Manche et dans le golfe de Gascogne, il n'est pas probable qu'elles aient passé par la Méditerranée (et le seuil du Lauraguais), car la Méditerranée occidentale, sauf une exception, n'est pas atteinte avant novembre. La voie du Danube (et du Rhin après) ne parait guère fréquentée. Il faut penser à la possibilité, non prouvée, mais indiquée par les observations de Baltique, d'une voie de migration remontant le cours du Dniéper et par les marais du Pripet, gagnant la Baltique. *Larus melanocephalus*, espèce marine, serait entrainée par *Larus ridibundus* à remonter ainsi le cours du Dniéper. C'est aux observateurs russes à nous dire si cette hypothèse est juste.

The Nomadic Movements and Migrations of the European Heron (*Ardea cinerea*)

WLADYSLAW RYDZEWSKI
London

This study is based on 4187 selected recoveries of Herons ringed by all the European ringing schemes. The nomadic and migratory behaviour of the following populations have been analysed: British (Southern and Northern), French, Belgian, Dutch, Norwegian, Swedish, Danish, German (North-western, North-eastern, Central, Southern), Swiss, Polish (Northern, Central, Eastern), East Prussian, Hungarian, Bulgarian, and Latvian. The "Heron Year" may be divided into three periods: nomadic, migratory, and returning. The behaviour of birds in each period is different, there are, too, differences between individual populations.

The nomadic period begins as soon as the young birds can fly, and lasts until mid-September. In some birds, however, the migratory urge awakes earlier, in August or even in July, and forces them to undertake longer journeys far beyond the limits of the nomadic movements. In this period the topographical obstacles play an important rôle. The open sea, even as narrow as the English Channel, is a serious obstacle for the continental Herons. On the other hand crossing the Kattegat and the Skagerrak is for Scandinavian birds a normal practice. The mountain chain of an altitude of over 1000 m seems to be an insuperable obstacle, as shown by the south-eastern Polish Herons.

The directions taken by birds are different, and they fly practically in all of them. There is, however, a distinct differenciation in the frequency of directions used. 13 out of 17 discussed populations most frequent use the SW direction. The percentage being:

Switzerland	54·0 %	Poland N	25·0 %	
Belgium	40·8 %	E. Prussia	19·3 %	
France	37·8 %	Hungary	17·7 %	(but S = 27·8 %)
Holland	31·0 %	Germany NE	17·0 %	
Sweden	31·0 %	Gr. Britain S	15·9 %	
Denmark	30·8 %	Germany S	15·6 %	(same for S and SE)
Germany NW	25·0 %	Germany, Central	14·1 %	

The above figures confirm that the directions taken in the course of nomadic period are not so optional as it has been admitted, but they are, also, more or less influenced by the SW tendency.

The distances covered by birds vary considerably with the particular populations, but the average distances rise gradually: 150 km in June, 200 km in July, 250 km in August, and 300 km in September.

In consequence of the above considerations it seems justified to conclude that no internal, inherited driving stimulus is a causal factor of the nomadic behaviour. The

search for food and the tendency to reduce the density of birds in the vicinity of a heronry appear to be a sufficient cause to account for the nomadic movements of Herons.

The migratory period. The main direction taken by birds during that period is SW. This is the *standard direction* of the migration. Its percentage of frequency is as follows:

Sweden	74·3 %	Belgium	50·5 %
Denmark	71·4 %	Hungary	42·8 %
Germany NE	57·4 %	Germany, Central	39·4 %
France	57·2 %	Switzerland	32·3 %
Poland N	57·1 %	Poland, Central	30·8 %
E. Prussia	56·6 %	Germany S	27·5 %
Germany NW	54·7 %	Norway	19·4 %
Holland	52·0 %	Gr. Britain N	18·0 %

Accordingly the European populations may be classified as follows: over 70% – Scandinavian Herons except the Norwegian; 60–50% – all "coastal" populations; 45–25 % – all "inland" populations; below 20% – British and Norwegian.

The migration proceeds on a typical broad front, and no leading lines are to be detected. In this case obstacles do not play practically any rôle at all. Distances covered are great, and depend on the situation of the individual population. It is obvious that Scandinavian and eastern populations migrate farther.

The causal factor of the migration is an internal, inherited migratory urge which seems to be little dependent on, or even quite independent from external factors. Its force, however, is different for individual populations and even for individual birds.

The winter quarters of Herons lie in the Mediterranean countries and partially in West Africa. Many birds, however, hibernate in central and western Europe and even at home, especially if the winter is mild. In Africa the main wintering area extend from Morocco to Tripolitania. Only 8 birds have been reported from Equatorial West Africa: Sierra Leone (from Sweden), French Sudan (from Poland and Russia), Togoland (from E. Prussia), and Nigeria (two from E. Prussia, one from Poland and Hungary). One Heron from E. Prussia has been found in Darfur, Sudan.

Homeward migration proceeds on a broad front towards NE. It is possible that some western Herons return from North Africa through a different route via Italy. Some birds do not return but remain either in their winter quarters or en route.

Return to the natal heronries is proved by many birds. As usual the older birds are more attached to their home than the juvenile. The resettlement of Herons in strange colonies has been confirmed by several instances. The distances vary from 27 km to 490 km.

Conclusions

The individual populations of European Heron show various grades of their migratory behaviour. The best and farthest migrants are Scandinavian (except Norwegian) and birds belonging to the continental, coastal populations. With these birds the SW tendency is the strongest, and distances covered are the greatest. The migratory tendency of the inland populations is weaker; this reveals itself in shorter migrations and smaller SW tendency. Both British populations are practically sedentary ones. The Norwegian

one is a peculiar population in which the migratory habit apparently has been changed secondarily.

It is necessary to emphasize the correlation between the strength of the migratory urge and the direction taken. The first goes hand in hand with the dominance of the SW direction of migration. This prevalent tendency seems to be a primordial and intrinsic peculiarity of the migratory urge and forms its essential part. This correlation is proved by all the populations. The stronger the migratory urge, the more frequently the SW direction is used.

The present migratory habit of a species is a consequence of a long evolution which is not necessarily completed. The phenomenon of migration is evidently causally connected with the climatic changes in the breeding range of a species but we are not certain as to the time and conditions in which it originated. The Heron, as a species, is a non-typical migrant, it shows various grades of migratory habit. This may be explained by a hypothesis that the migratory habit of Herons is in the course, if not yet of dying, then, at least, of weakening. This would explain, also, the interesting existance of two African wintering areas divided by the Sahara. Once, when the Sahara was not a desert and was easy to cross for migrants, the main hibernation area of species might lay in the Equatorial West Africa. Later, when the Sahara became a desert, and simultaneously the migratory tendency of birds has been weakened, the main hibernation haunts have been transferred to Morocco and Algeria. Consequently the equatorial territories would be the original ones, whilst the present would be secondary winter quarters. In consequence again only the birds with an exceptional strong migratory urge, and these are to be found among the northern populations, may venture to imitate their ancestors and sometimes migrate to their old, first winter quarters. Hence the amazing recoveries in West Africa.

At present, the Herons from many areas of their breeding range do not need to migrate. If, however, they do, it is a remnant of an old habit which once was a real necessity for the maintenance of species. On the other hand the nomadic movements are important and necessary, because of colonial breeding, which causes during a certain period a great concentration of birds within a small area. The necessity of dispersing such an overcrowded population is obvious, and the nomadic movements are exactly doing it.

The colonial manner of breeding with Herons is apparently very old. Therefore it seems that the nomadic movements had to arise with this species, or perhaps with the whole family of Ardeidae, at an early stage. These movements are independent of the migratory habit and remain even then when the latter has been abandoned, as in the case of British Herons. For this reason it is justified to consider them as a separate phenomenon and call it the "*nomadic habit*".

Both habits, i.e. the migratory and the nomadic one, are equally ancient but their present status is different. The migratory habit is in the course of weakening. This tendency will apparently increase, and it is quite possible that in the distant future the Heron will be everywhere a sedentary species as it is now in Great Britain. To the contrary the nomadic habit shall apparently be maintained, and will entirely replace the long migrations.

Photoperiodizität des Stoffwechsels beim Vogel

HANS SCHILDMACHER
Vogelwarte Hiddensee

Die Beobachtungen W. ROWANS über abnorme Zugrichtung bei Krähen, die im Winter durch künstlichen Langtag aktiviert worden waren, boten die Aussicht, die Frage der Auslösung des Zugtriebes mit Hilfe der Photoperiodizität klären zu können. Andererseits zogen mehrere kastrierte Vögel im Frühjahr in normaler Richtung heim. Ferner blieb die Frage offen, wie denn eine photoperiodische Auslösung bei Zugvögeln zu denken sei, deren Winterquartiere sich im Tropengürtel oder südlich davon befinden. Diese Komplikationen bewirkten eine gewisse Resignation, so dass nur wenige Untersucher den Gedanken an eine photoperiodische Regulierung des Zugtriebes unter Vermittlung der Keimdrüsenhormone weiterverfolgten, vor allen Dingen MERKEL und WOLFSON. Auch SEIBERT und KENDEIGH vermuteten einen regulierenden Einfluss über den Stoffwechsel, ausgehend von der Tatsache, dass das Körpergewicht des Zugvogels kurz vor Beginn der Zugzeit im Frühjahr und Herbst und während der Zugzeiten selbst zu maximalen Werten ansteigt. WOLFSON insbesondere konnte zeigen, dass die Frühjahrsadipositát nur beim Zugvogel, nicht aber beim Standvogel eintritt. Auch GROEBBELS hatte schon früher an einen bestimmenden Einfluss des Stoffwechsels gedacht und eine physiologische Zugdisposition postuliert, deren Kennzeichen die Fähigkeit sei, Energiereserven anzulegen und Energieverluste rasch zu ergänzen. Diese Gedanken haben sich als fruchtbar erwiesen. Sie lassen sich in zwangloser Weise kombinieren mit der Idee einer photoperiodischen Beeinflussung über das endokrine System.

In letzterer Hinsicht haben wir es besonders der konsequenten Arbeit BISSONNETTES und BURGERS zu danken, dass die anfänglichen Bedenken ganz wesentlich entkräftet werden konnten und möglicherweise gegenstandslos werden. Insbesondere die letzte Veröffentlichung BURGERS weist bei *Sturnus vulgaris* nach, dass die Keimdrüsenreife und Involution einem inneren Rhythmus unterliegt, der photoperiodisch gesteuert wird. Schon eine Tageshelligkeitsdauer von 8,5 Stunden erlaubt bei dieser Spezies eine Aktivierung der Keimdrüsen – im 8-Stunden-Tag dagegen erfolgte auch in 20 Wochen keine Reifung. Wir können diese Ergebnisse an *Chloris chloris* bestätigen. Während seine Keimdrüsen – ebenso übrigens wie die von *Phoenicurus phoenicurus*, *Fringilla coelebs*, *Fringilla montifringilla* und *Loxia curvirostra* – durch Langtag aktiviert werden, war ihre Reifung im 8–8,5-Stunden-Tag ganz wesentlich verzögert. Umgekehrt verzögerte sich bei Grünfinken, die mit reifen Gonaden in künstlichen 8-Stunden-Tag gebracht wurden, die Involution beträchtlich. Auch bei der Hausgans bewirkte in unseren Versuchen Langtag verfrühte Aktivierung und beschleunigte Involution, Kurztag dagegen verlängerte die Legedauer durch verzögerte Involution. Zugleich mit der durch Langtag beschleunigten Aktivierung und Involution setzte auch die folgende Adipositát – die der normalerweise

im Herbst stattfindenden Adiposität entsprach – schon Ende Mai ein. Mit diesen Ergebnissen, besonders aber denen BURGERS, fallen die anfänglichen Bedenken hinsichtlich derjenigen Zugvögel, deren Winterquartiere im äquatorialen Gebiet oder jenseits desselben liegen. Auch diese Vögel können mit grösster Wahrscheinlichkeit auf Grund ihres inneren Rhythmus schon im Winterquartier mit der Aktivierung ihrer Keimdrüsen beginnen. In dem Masse, in dem sie in höhere Breiten eintreten, wird dann die Reifung beschleunigt.

Leider haben sich die Untersuchungen über hormonale Photoperiodizität bisher fast ausschliesslich auf die Keimdrüse beschränkt. Durch die Untersuchungen HAECKERS und KÜCHLERS wissen wir aber, dass auch die Thyreoidea einem Jahresrhythmus unterworfen ist. Über Jahresrhythmen des übrigen endokrinen Systems ist noch wenig bekannt. Bekannt dagegen ist, dass die photoperiodische Beeinflussung der Keimdrüsen auf dem Wege über das Auge, den Hypothalamus und den Hypophysenvorderlappen erfolgt. Schliesslich bestätigt VAUGIEN eine schon früher gemachte Beobachtung, die auch in unseren Versuchen stets eintrat: Bei allen denjenigen Vogelarten, bei denen sich an die Fortpflanzungszeit im Spätsommer eine Mauser anschliesst, tritt diese Mauser zu jeder beliebigen Jahreszeit ein, sobald nach künstlicher Aktivierung der Gonaden eine Involution erfolgt. Es ist schliesslich zu vermuten, dass auch das Prolaktin, dessen Ausschüttung zur Brutpflegezeit erfolgen dürfte, in irgendeiner Weise in diesen inneren hormonalen Rhythmus eingeordnet ist.

Es handelt sich nun um die Frage, ob zwischen diesem hormonalen Komplex und der jahreszyklisch auftretenden Zugdisposition Zusammenhänge gefunden werden können. Unsere eigenen Untersuchungen bestätigen die Tatsache, die schon von GROEBBELS und von WOLFSON mitgeteilt wurde, dass der Vogel sich zu Beginn der Zugzeit und während derselben in gutem Ernährungszustande befindet. Der Zustand der Zugdisposition mit seiner Neigung zur schnellen Energiespeicherung ist nur denkbar auf der Grundlage eines niedrigen Grundumsatzes und eines rationellen Leistungszuwachses. In der Tat fanden wir bei *Phoenicurus phoenicurus* vor und während der Frühjahrszugzeit niedrige Werte des Grundumsatzes, während derselbe zur Zeit der vollen Keimdrüsenaktivität um über 60% und zu Beginn der Mauser um etwa 40% erhöht war.

Ähnliche Gedanken haben KENDEIGH und SEIBERT bewogen, den Umsatz an Hand des Nahrungsverbrauches zu bestimmen. Sie fanden im Langtag einen etwas niedrigeren Umsatz, aber höheren Leistungszuwachs infolge des längeren Wachseins. Leider berücksichtigen sie aber nicht den Einfluss der Tagesdauer auf das endokrine System und kommen damit den natürlichen Verhältnissen zu wenig nahe.

Wir konnten zur normalen sexuellen Ruhezeit im Vorfrühling niedrigen Grundumsatz und Fettspeicherung künstlich herbeiführen einerseits in der bekannten Weise durch Kastration, andererseits aber durch Zufuhr von Testosteron bei männlichen Individuen. Den gleichen Effekt erhielten wir, wenn wir die Gonaden durch künstlichen Langtag aktivierten bzw. die Aktivierung durch Reifungshormon einleiteten. Damit ist aber gezeigt, dass die Photoperiode über die Keimdrüse den Stoffwechsel beeinflusst: Bei der Keimdrüsenreifung im Frühjahr senkt sie den Grundumsatz und schafft damit die Möglichkeit zur Frühjahrsadiposität. Im Herbst, wenn die Gonade im Ruhezustande ist, liegen die hormonalen Verhältnisse ähnlich wie beim kastrierten Vogel, der ebenfalls

Fett ansetzt. Hoher Umsatz und Abmagerung finden sich zur Zeit der vollen Gonadenaktivität und zu Beginn der Mauser.

Ein ganz ähnliches Verhalten konnten wir für die Schilddrüse feststellen: während beim etwa 25 g schweren Finkenvogel tägliche Gaben von Thyroxin von 25 mg und mehr Abmagerung und Mauser verursachen, und Mengen unter 20 mg *pro die* unwirksam sind, fanden wir in einigen Fällen bei 20 mg *pro die* Gewichtszunahme. Eine gewisse Aktivität der Thyreoidea steht also nicht im Gegensatz zur Energiespeicherung.

Nun ist zwar noch nichts über eine direkte photoperiodische Abhängigkeit der Thyreoidea bekannt. Mindestens besteht aber ein indirekter Zusammenhang, indem, wie VAUGIEN zeigte und wir auch fanden, die Involution der Gonade zwangsläufig von einer Ausschüttung der Thyreoidea gefolgt wird. Damit gliedert sich also auch die Thyreoidea in den photoperiodisch beeinflussten hormonalen Komplex ein.

Mindestens indirekt – über das System Hypophyse-Gonade-Thyreoidea – besteht also ein photoperiodischer Einfluss auf den Stoffwechsel, der sich im Experiment reproduzieren lässt. Die hormonale Steuerung der vegetativen Vorgänge ist aber nur *ein* Weg. Der zweite bekannte Weg ist der nervöse, dessen Zentrum ebenfalls im Hypothalamus liegt. Wir gehen wohl nicht fehl in der Vermutung, dass parallel zur hormonalen Steuerung des Stoffwechsels vom Hypothalamus aus auch eine solche über das autonome Nervensystem erfolgt, wobei wir für die Perioden niedrigen Umsatzes (Zugdisposition) ein Vorherrschen des Vagotonus, für die Perioden hohen Umsatzes (Aktivität der Gonaden, Mauser) ein Vorherrschen des Sympathicotonus annehmen können.

Da schon gezeigt wurde, dass auch die früheren Bedenken hinsichtlich einer photoperiodischen Beeinflussung derjenigen Zugvögel schwinden, die in das äquatoriale Gebiet oder darüber hinaus wandern, gewinnt nun der Gedanke an eine photoperiodische Regulierung der Zugdisposition – nunmehr nicht über die Gonade allein, sondern über das gesamte vegetative System einschliesslich des Stoffwechsels – erhöhte Bedeutung. Besonders interessant ist dabei die Feststellung, dass die Disposition zum Wegzug bei inaktiver Gonade, die zum Heimzug bei reifender Gonade zustande kommt. Der Gedanke ist nicht von der Hand zu weisen, dass hierbei das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein des Keimdrüsenhormons Einfluss auf die Zugrichtung haben könnte.

LITERATUR

BURGER, J. W. (1953): *The Effect of Photic and Psychic Stimuli on the Reproductive Cycle of the Male Starling.* J. exper. Zool. *124:* 227–239.

GROEBBELS, FR. (1932): *Der Vogel,* Bd. 1. Berlin.

SCHILDMACHER, H. (1952): *Stoffwechselphysiologische Untersuchungen an männlichen Gartenrotschwänzen, Phoenicurus ph. phoenicurus* (L.). Biol. Zbl. *71:* 238–251.

SCHILDMACHER, H., und STEUBING, L. (1952): *Untersuchungen zur hormonalen Regulierung des Fettwerdens der Zugvögel im Frühjahr.* Biol. Zbl. *71:* 272–282.

SCHILDMACHER, H., und RAUTENBERG, W. (1952): *Über die Wirkung kleiner Mengen von Thyroxin auf das Körpergewicht bei Finkenvögeln.* Biol. Zbl. *71:* 397–405.

SEIBERT, H. L. (1949): *Differences between Migrant and non Migrant Birds in Food and Water Intake at Various Temperatures and Photoperiods.* The Auk *66:* 128–153.

WOLFSON, A. (1945): *The Role of the Pituitary, Fat Disposition and Body Weight in Bird Migration.* Condor *47:* 95–127.

Notes on an Analysis of the Annual Rhythm of Migratory Birds[1]

Helmuth O. Wagner
Übersee-Museum, Bremen

The behaviour of migratory birds on their journey is determined by two simultaneous control functions, that of release and that of orientation. Experiments dealing with release stimuli have been carried out in Bremen since August 1952 to supplement work undertaken by the Zoological Institute in Göttingen in 1927–1930. Warblers (*Sylvia atricapilla*, *S. communis*, *S. borin*, *S. curruca*) and thrushes (*Turdus philomelos*, *T. musicus*) are being employed as research material.

So far the results of experimental research on the innate releasing mechanism have not been very satisfactory. They are confused and contradictory, merely a casual collection of unconnected individual tests which have provided, not a solution, but merely a challenge to undertake further work on the analysis of their highly complicated relationships. This challenge can be met only by refusing to carry out indiscriminate experiments and by implementing a fixed programme based on a working hypothesis. This is intended as a report of our programme, supplemented by references to experiments which are discussed elsewhere in detail.

I consider that the only possibility of bringing order into results which in many ways I find incomprehensible is to assume a permanent migration impulse which becomes blocked during some time of the year. Distinction is accordingly made between two stages of behaviour, the motivation to migrate (Zugbereitschaft) which is always present, and the unrest preceding migration (Zugunruhe) which is released by the periodic removal of the block. Motivation to migrate is not perceptible but only assumed, whereas the unrest preceding migration can be determined and measured by recording apparatus (Wagner, 1930). The impulse of migration can be blocked by a single or environmental factor but also by a summation of heterogenous stimuli. Where the block comprises several stimuli, it is not always possible to demonstrate individual ones if these are of equal strength. Even their omission will not produce or remove a block if the requisite stimulus strength is present. This view would make it possible to explain the unequal distribution of migration and rest phases in the annual rhythm of caged birds compared with those in natural conditions of life (Wagner, 1930). Experimental research shows that there is a migration instinct typical of the species and that this varies in strength for individuals within a species. Environmental influences which have no apparent effect on highly specialized birds of passage determine decisively the behaviour of those which

[1] Research carried out with the support of the Deutsche Forschungsgemeinschaft.

are on a lower rung of the ladder. The all or non law does not apply to the "Zugunruhe". The strength of its intensity can vary. The existence of fatigue phenomena which are removed by accumulation can be proved. All these possibilities make it an extremely complicated matter to show clear proof of the effect of individual stimuli. It is therefore natural that there should be insufficient knowledge of the stimuli which produce or contribute to a block. Research so far has shown, with reservations, that the stimuli which determine behaviour can be classed in two groups: (a) internal stimuli and (b) environmental influences.

(a) Internal Stimuli

These include the sign stimuli: brooding instinct and moulting. Reproduction and migration instinct are excluded. If the brooding instinct in caged birds is not released, it is often possible to detect the "Zugunruhe" also at the reproductive period characteristic of the species. Controls carried out at weekly intervals on four *Turdus musicus* showed an activated migration instinct in the period between their capture in October 1953 and the date of this article, at the end of July 1954. Moulting does not always automatically block the migration instinct. When the moult is coming to an end there may be slight nocturnal unrest (Eyster, 1954; and Putzig, 1938). Some of the test birds (*Sylvia atricapilla*, *S. communis*) changed their plumage, outside the normal period, during the migratory period typical of the species. They showed no "Zugunruhe" during the moulting period.

It was possible to prove experimentally the stimulating effect of the sex hormones on spring migration. After feeding with methyl testosterone (Schering AG.), environmental factors had no more influence on the intensity of "Zugunruhe" of thrushes during autumn migration. Inferences regarding the sex instinct derived from the song are of uncertain validity. The activated migration instinct does not always prevent song. Like Sauer (1954) I did not hear any song from warblers during the natural autumn migration phase. If the block of the migration instinct is subsequently removed by a prolonged light phase, there is a persistent song which is usually delicate and functionless. With thrushes, song activity does not cease completely either in the autumn or spring migration phase. They show great delight in singing, particularly in spring.

From our experiments no conclusions can be drawn concerning the effect of hormone doses. Excessive dosing, unnatural chain reactions or even a disturbance of the general equilibrium, can produce effects which make no allowance for actual conditions. The intention is therefore to determine the fluctuations in the hormone level during the course of the year by examination of the faeces.

(b) Environmental Influences

Although the significance of the environment on the intensity of migration plays a large part in field observations, hardly any experimental checks have been made. Temperature fluctuations of even 5° in the autumn migration phase have an unmistakable influence on the intensity of migration in species where the migration instinct is weak (*Turdus philomelos*, *T. musicus*). As the temperature increases, the intensity of nocturnal

movement is reduced (Siivonen and Palmgren, 1936; Wagner, 1937). Quantity and type of food are also of decisive significance with regard to behaviour (Wagner, 1937; Eyster, 1954). The difference in the effect of environmental influences which is characteristic of the species can be clearly seen in the case of *Turdus musicus* where the provision of different quantities and qualities of food in the autumn can produce an arbitrary alternation between migration and rest nights. During the spring migration phase, the influence of temperature and food is neutralized by the effect of the sex hormones (Wagner, unpublished). The intensity of the nocturnal unrest depends on the intensity of light in the test room. It is therefore essential in every experimental set-up that there should be uniform lighting. *Erithacus rubecula* shows maximum movement where there is a relative intensity of light of $^1/_{12}$ metre candles (Wagner, 1937).

The significance of the proportion between the light and dark phases of the 24 hour day has been considered from very different points of view (Wolfson, 1952, 1953; Eyster, 1954; Miller, 1948, 1951; Palmgren, 1944). There has not yet been a conclusive interpretation of the results. It will probable be assumed that the prolonged light phase ceases to have effect on the condition of the sex organs and thus, through the hormone level, on the block of the migration instinct, now that it has been shown experimentally that the sex hormones are significant as an additional stimulus to spring migration.

Varying atmospheric pressure has, so far as proved, no influence. Good physical condition or adiposity are not prerequisites for nocturnal unrest. Unnatural experimental conditions, combined with excessive strain such as keeping warblers for 5 months in a phase distribution of light and darkness of 8:16 and in a permanent state of unrest preceding migration, lead to a bird becoming emaciated and dying from debilitation, while its activity in the darkness phase determines its behaviour up to the last day of its existence.

Stimuli elicit by eyes are difficult to determine. The release is presumably a chain reaction via the hormone level. Indication was provided by a male *Sylvia atricapilla* which was captured in the spring on arrival at its breeding ground and showed considerable "Zugunruhe" for two nights in the control cage. After being ringed and released, it made for its old area and stayed there.

Profounder investigation of the innate releasing mechanism shows how meagre and incomplete our present factual basis is. Physiological relations in conjunction with environmental influences are far more complicated than have often been anticipated. Oversimplification and discussion of the unknown, which are often found in theories of bird migration, should be avoided. It is still impossible today to achieve a rough understanding of causal structures and comprehension of the whole. This should be kept in mind, and the working hypothesis stated above should be regarded only as such, and not as an explanation.

REFERENCES

EYSTER, M. B. (1954): *Quantitative Measurement of the Influence of Photoperiod, Temperature, and Season on the Activity of Captive Songbirds.* Ecol. Monogr. *24:* 1–28.

FARNER, D. S. (1950): *The Annual Stimulus for Migration.* Condor *52:* 104–122.

MILLER, A. H. (1948): *The Refractory Period in Light Induces Reproductive Development of Golden-crowned Sparrows.* J. Exp. Zool. *109:* 1–11.

– (1951): *Further Evidence on the Refractory Period in the Reproductive Cycle of the Golden-crowned Sparrow, Zonotrichia coronata.* Auk *68:* 380–383.

PALMGREN, P. (1944): *Tagesrhythmik gekäfigter Kleinvögel bei konstanter Dauerbeleuchtung.* Ornis Fennica *21:* 25–30.

PUTZIG, P. (1938): *Weitere Beziehungen der Keimdrüsen zum Zugverhalten.* Vogelzug *9:* 189–200.

SAUER F. (1954): *Die Entwicklung der Lautäusserungen vom Ei ab schalldicht gehaltener Dorngrasmücken* (*Sylvia c. communis*, Latham) *im Vergleich mit später isolierten und mit wildlebenden Artgenossen.* Z. Tierpsychol. *11:* 10–93.

SIIVONEN, L., and PALMGREN, P. (1936): *Über die Einwirkung der Temperatursenkung auf die Zugstimmung bei einer gekäfigten Singdrossel* (*Turdus ph. philomelos* Brehm). Ornis Fennica *13:* 64–67.

WAGNER, H. O. (1930): *Über Jahres- und Tagesrhythmus bei Zugvögeln.* Z. vgl. Physiol. *12:* 703–724.

– (1937) *Der Einfluss von Aussenfaktoren auf den Tagesrhythmus während der Zugphase.* Vogelzug *8:* 47–54.

WOLFSON, A. (1952): *Day Length, Migration and Breeding Cycles in Birds.* Sci. Monthly *74:* 191–200.

– (1953): *Gonadal and fat Response to a 5:1 Ratio of Light to Darkness in the White-throated Sparrow.* Condor *55:* 187–192.

Die Verwendung der Randlochkarte für die Wiederfundkartei

Gerhardt Zink

Vogelwarte Radolfzell

Die Wiederfunde von beringten Vögeln, über die die einzelnen Beringungszentralen verfügen, wachsen von Jahr zu Jahr. Da nur bei einer verhältnismässig geringen Anzahl von Vogelarten Massenberingungen möglich sind, entfällt auf diese Arten auch der weitaus grösste Teil der einlaufenden Rückmeldungen. Die Vogelwarte Radolfzell hat heute von einigen Arten bis zu 4000 Wiederfunde, ungerechnet die eigenen Wiederfänge der Beringer. Jeder Bearbeiter, der versucht, ein derartiges Material gründlich auszuschöpfen, braucht buchstäblich Monate, nur um die einzelnen Wiederfundfälle nach den verschiedensten Fragestellungen zu sortieren. Es ist deshalb unbedingt notwendig, dass zu mechanischen Sortierverfahren übergegangen wird, damit wertvolle Kräfte für wichtigere Arbeiten Zeit gewinnen.

Die in der Industrie und in grossen Verwaltungen heute üblichen, vollautomatischen Verfahren (Hollerithverfahren) sind für die meisten Beringungszentralen zu teuer. Dagegen hat auch die kleinste Station die Möglichkeit, mit Randlochkarten für die Wiederfundkartei zu arbeiten. Solche Karten werden in Industrie und Handel, aber auch für wissenschaftliche Aufgaben, zum Beispiel für Literaturauswertungen, vielfach verwendet, häufig neben den vollautomatischen Verfahren.

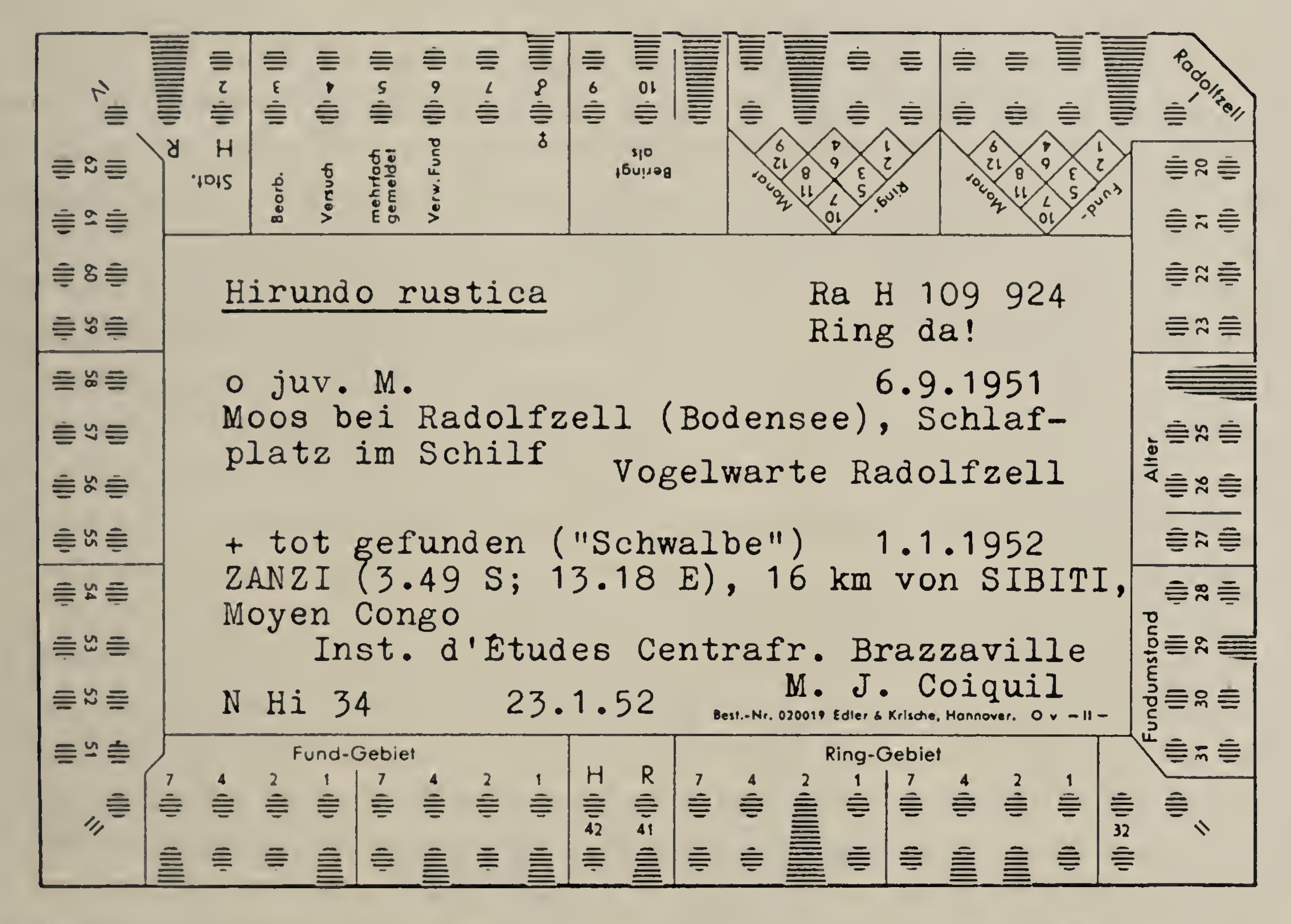
Randlochkarten sind Karteikarten, in denen einfache oder doppelte Lochreihen entlang den Seiten ausgestanzt sind. Ein Schlüssel ordnet den einzelnen Löchern oder Lochgruppen bestimmte Sachverhalte zu. Mit einer Zange schneidet man diejenigen Löcher, deren Bedeutung für den Inhalt der Karte zutrifft, zum Rand hin aus. Für falsch ausgeschnittene Karten gibt es «Kartenretter» – gummierte Papierstreifen mit vorgestanzten Löchern –, die über den falschen Ausschnitt geklebt werden. Will man nun aus einer grösseren Anzahl solcher Karten zum Beispiel alle in NW-Afrika wiedergefundenen Vögel einer Art heraussuchen, so steckt man lediglich einfache Stricknadeln durch die vier Löcher, deren Kombination die Bedeutung «NW-Afrika» hat. Beim Anheben des ganzen Stosses fallen dann die an diesen Stellen ausgeschnittenen, das heisst die gewünschten Karten heraus. Man kann dieses Sortieren mit Hilfe einer kleinen Apparatur machen; es geht aber fast ebenso gut auch ohne Apparat mit den Nadeln allein. Neben der schnellen Sortiermöglichkeit ist ein weiterer wesentlicher Vorteil der Randlochkartei, dass nur nach Arten geordnet zu werden braucht. Die Karten einer Art können ungeordnet bleiben, da jeder einzelne Fall durch das Nadelverfahren leicht zu finden ist.

Die Abbildung zeigt die von den beiden deutschen Beringungszentralen verwendete Randlochkarte. Der Schlüssel, der nach vielmonatigen Überlegungen und nach Aussprache mit zahlreichen Fachgenossen festgelegt wurde, enthält folgende Angaben:

Beringungszentrale – Vermerke über Bearbeitung, besondere Versuchsanordnungen,

mehrfache Meldungen desselben Vogels, Verwandtenfunde – Geschlecht – Beringungsalter – Beringungs- und Wiederfundmonat – Alter beim Wiederfund – Fundumstand – Beringungs- und Wiederfundgebiet.

Bei den Beringungs- und Wiederfundmonaten wird ein Dreieckschlüssel verwendet, der ermöglicht, dass die zwölf Monate auf 4 Doppellöchern untergebracht werden können. Die Beringungs- und Wiederfundgebiete sind jeweils mit einem doppelten 1247-Schlüssel verschlüsselt, der auf 8 Lochpaaren 99 verschiedene Möglichkeiten zulässt[1].



Randlochkarte der Vogelwarte Radolfzell (Originalgrösse 147 × 103 mm). Die abgeschrägte Ecke oben rechts ermöglicht schnelle Prüfung, ob sich alle Karteikarten in der richtigen Stellung befinden.

Damit haben 45 Lochpaare ihre festgelegte Bedeutung. Es bleiben noch 17 Lochpaare frei. Sie stehen zum Beispiel für die Festlegung von Richtung und Entfernung, aber auch für später neu auftretende Fragestellungen und für besondere Bearbeiterwünsche zur Verfügung.

Es muss nun auf die Einwände eingegangen werden, die gegenüber derartigen Sortierverfahren erhoben werden. Es handelt sich um drei wesentliche Schwierigkeiten:

1. Dem späteren Bearbeiter darf durch den Schlüssel und durch das Ausschneiden der Karten nichts vorweggenommen werden, was er – und nur er allein – erst im Laufe seiner Arbeit entscheiden und festlegen kann. Das ist dadurch vermieden, dass der oben wiedergegebene Schlüsselinhalt nur objektive Sachverhalte enthält. Subjektive Begriffe,

[1] Nähere Angaben über den Schlüssel und die Verschlüsselungsverfahren sind von der Vogelwarte Radolfzell, Schloss Möggingen über Radolfzell (Bodensee), erhältlich.

wie etwa «Wiederfund im Zwischenzuggebiet», «Umsiedlung» usw., werden nicht berücksichtigt. Das schliesst nicht aus, dass der Bearbeiter einzelnen der freien Lochpaare solche Begriffe zuordnet und das Ausschneiden dann selbst übernimmt, wenn es als notwendig erachtet wird. Das soll aber nur nach Absprache mit der die Kartei führenden Station geschehen.

2. Sehr schwerwiegend ist die Fehlerfrage, also die Frage nach der Prozentzahl falsch ausgeschnittener Karten. Es ist selbstverständlich, dass das Ausschneiden nur von besonders zuverlässigen und genau arbeitenden Personen ausgeführt werden darf. Trotzdem werden sich Fehler – wie bei allen menschlichen Tätigkeiten – nicht ganz vermeiden lassen. Aber das gleiche gilt natürlich auch für das Sortieren von Hand. Ein Versuch ergab bei 156 Randlochkarten mit fast 1400 ausgeschnittenen Sachverhalten (je Sachverhalt bis zu vier Einzelschnitte) vier Fehler. Fast immer wird man die Fehler bei der Bearbeitung finden. Wenn bei dem oben angeführten Beispiel, bei dem die in NW-Afrika wiedergefundenen Vögel herausfallen sollen, infolge falschen Ausschneidens ein in S-Afrika gefundener Vogel mit herausfällt, so wird das dem Bearbeiter kaum entgehen. Die Fehlerprozente sind deshalb sicher nicht grösser als bei jeder anderen Art der Bearbeitung.

3. Der Entschluss zum Umstellen einer bestehenden Wiederfundkartei auf das Randlochverfahren wird erschwert durch die Frage, was mit der bisherigen Kartei geschehen soll. Es gibt heute noch kein rasches *und* billiges Übertragungsverfahren. Es bleibt also nichts anderes übrig, als diese Karten neu auf Randlochkarten zu schreiben. Das sind allein in Radolfzell zwischen 20000 und 30000 Karten, deren Bewältigung Jahre beanspruchen wird. Stationen, deren derzeitiger Bestand an Rückmeldungen noch nicht so gross ist, sind also wesentlich besser daran – um so besser, *je frühzeitiger sie sich zur Umstellung ihrer Kartei entschliessen*. Die Umstellung wird dadurch erleichtert, dass man ja nicht alle Arten gleichzeitig bearbeiten will und kann. Man wird also zunächst die Karteikarten derjenigen Art nachschreiben, deren Bearbeitung am dringlichsten ist, und dann ganz allmählich weitere Arten vornehmen. Dabei werden die eigenen Wiederfänge der Beringer – abgesehen von besonderen Ausnahmen – nicht auf Randlochkarten übertragen. Das verringert die Zahl der nachzuschreibenden Karteikarten ganz wesentlich. Dabei liegt folgende Überlegung zugrunde: statistische Berechnungen – etwa der jährlichen Todesrate – können immer nur entweder die Zufallsfunde oder aber die langjährigen Wiederfänge *eines* Beringers verwerten, da anders das verwertete Material zu ungleichmässig und dadurch jede statistische Auswertung unmöglich wäre. Für andere Fragestellungen lohnt sich die Ausschreibung einer Randlochkarte aber nicht. Sie kann immer noch nachgeholt werden, wenn das Material eines Beringers einer besonderen Auswertung zugeführt werden soll. Dann nimmt man aber besser ein grösseres Kartenformat, das den oft sehr zahlreichen Wiederfängen gerecht wird, und verwendet einen Sonderschlüssel.

Wie man sieht, ist keiner der Einwände so schwerwiegend, dass sich eine Einführung des beschriebenen Verfahrens nicht rechtfertigen würde. Die Vogelwarte Radolfzell verwendet es nach reiflichen Überlegungen seit Mitte Juli 1954, die Schweizerische Vogelwarte Sempach seit Januar 1955. Die Vogelwarte Helgoland wird in Kürze nachfolgen. Andere Stationen, die dasselbe Verfahren übernehmen wollen, brauchen im Schlüssel lediglich die Stationsbezeichnung und die Gebietseinteilung zu ändern.

Nächtlicher Zug und Windrichtung auf Helgoland

Lore Dinnendahl
Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Wilhelmshaven,
und Vogelwarte Helgoland, Wilhelmshaven

Für 241 Helgoländer Zugnächte, die sich über fünf Jahre verteilen, wurden die Windverhältnisse ermittelt. Dabei wurden 13 nächtlich ziehende Vogelarten berücksichtigt. Prüft man nun die Winkel der Windrichtungen zur Zugrichtung, so ergeben sich gleiche Häufigkeiten für Rückenwind, Gegenwind und Seitenwinde. Wenigstens im erfassten Gebiet ist also die Zugstärke nicht merklich von fördernden oder hemmenden Winden beeinflusst. Dieses Ergebnis wird verglichen mit Lowerys Befund vom nächtlichen Rückenwindzug in Nordamerika.

Die vollinhaltliche Arbeit ist unter dem gleichen Titel erschienen in «Die Vogelwarte» 17 (1954), S. 188–194.

Vögel im Winterschlaf

Hans Stadler
Lohr am Main

Die Berichte über einen Winterschlaf der Vögel sind immer mit Skepsis aufgenommen worden. Die meisten sind wohl auch Fabel, aber neuerdings wurden Beobachtungen gemacht, die dieses seltsame Phänomen bestätigen. Ich selbst kann ebenfalls einen Beitrag hierzu geben, der auf einer mir vor längerer Zeit zugekommenen Mitteilung eines Gewährsmannes beruht: Zu Anfang des Jahrhunderts wurde in einem Walde bei Aschaffenburg mitten im Winter eine hohle Buche geschlagen. Dabei fiel ein Klumpen scheinbar toter Schwalben heraus. Die Arbeiter nahmen einige mit nach Haus. Im geheizten Raum erwachten die Vögel und flogen sogar umher. Über ihr weiteres Verhalten ist leider nichts bekannt.

Der Fall ist, mit Hinweisen auf die Literatur, eingehend erörtert im «Spessart» (Aschaffenburg), 1952, Heft 1, S. 17.

Trapping Shorebirds in Southwest Norway

Holger Holgersen

Stavanger Museum, Stavanger, Norway

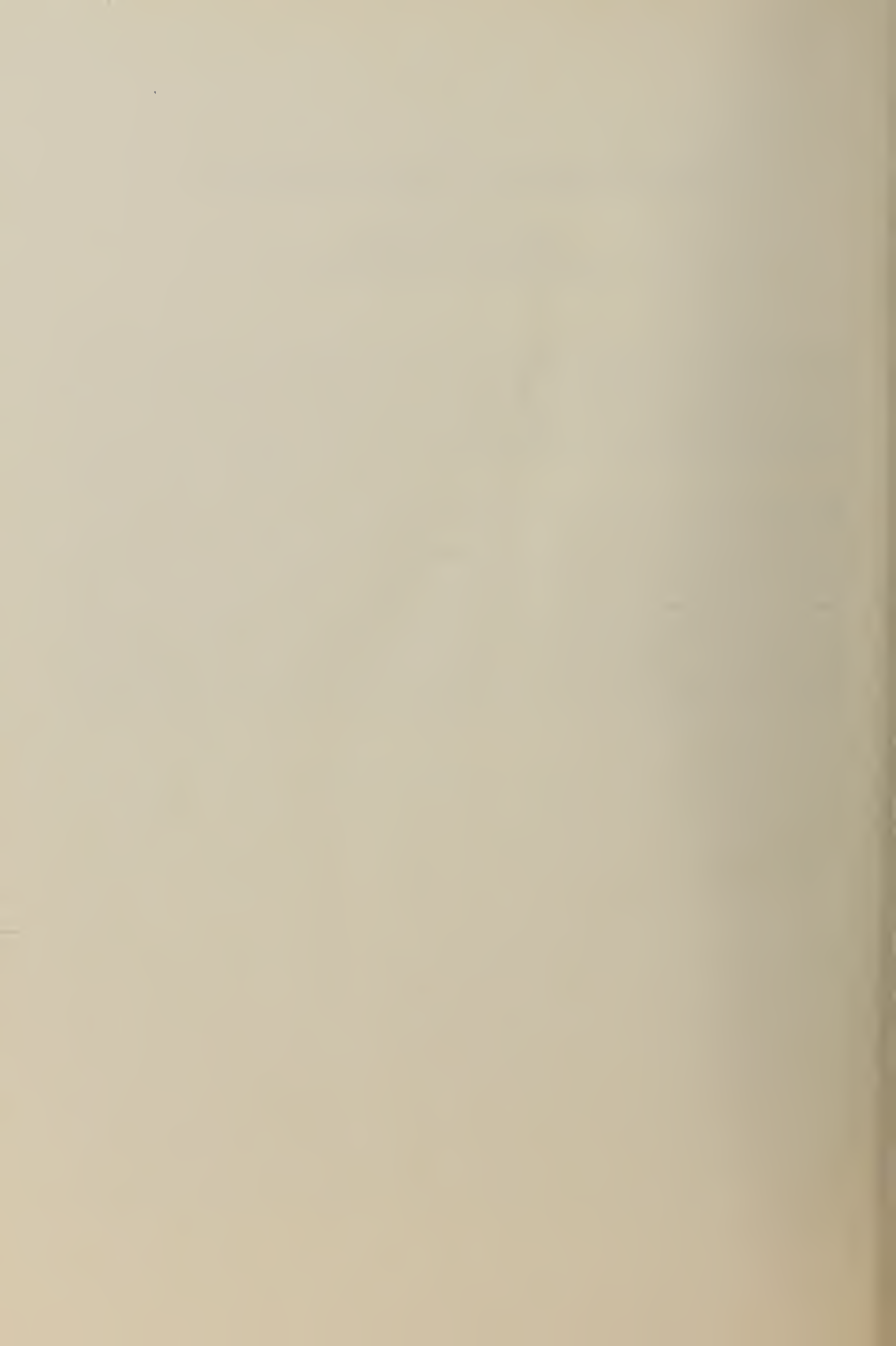
The lecturer gave a review of the natural conditions at Revtangen, on the coast of Jaeren, not far from Stavanger, Norway, and a report on the bird-ringing work carried out here by the bird observatory run by the Stavanger Museum. The station was erected in 1937 mainly for the purpose of ringing Waders from northern or even high Arctic regions, species not easily ringed in the breeding places but trapped at Revtangen in considerable numbers during the autumn migration.

A full report of the lecture is omitted, as the main contents of it have been published in the American journal "Bird-Banding", vol. 24, no. 4, October 1953, to which the reader is referred. In that paper, recovery maps show migration routes and winter quarters for eleven species of Waders, including *Calidris alpina* (L.), *C. canutus* (L.), *C. minuta* (Leisl.), *Crocethia alba* (Pall.), *Arenaria interpres* (L.), *Squatarola squatarola* (L.), *Limosa lapponica* (L.), and others, and some comments on the results obtained are given. Also, the technique evolved and the methods used are described in detail, but without any illustrations. The main purpose of the lecture was therefore to elucidate these methods and to describe the traps and the trapping place by means of numerous colour slides.

XI.

FOLKLORE

VOLKSKUNDE



Birds in Irish Folklore

Micheál Ó Ruadháin
Dublin, Ireland

Folklore, or to use its Irish equivalent Béaloideas, usually means oral tradition. The word and its equivalent in other languages is, however, given a specific meaning when used in connection with the scientific study of oral tradition and has been defined by Burne (1914) and others. Schmidt (1951) says "*Volkskunde ist die Wissenschaft vom Leben in überlieferten Ordnungen. Das heisst, dass die Volkskunde eine Grundwissenschaft, ähnlich wie die politische Historie, darstellt und wie diese eine Gesamtheit von Phänomenen des menschlichen Lebens erfasst.*" The science of folklore may, therefore, be briefly defined as the study of human life within the framework of tradition, and as a branch of scientific research work must have a status equal to that of other branches.

Bird-lore is an important section of the folklore of many peoples including the Irish. In this paper it is proposed to outline the development of Irish bird-lore as revealed by archaeology, literature and present-day folklore, and indicate, when possible, its probable origin. The names used are those of the B.O.U. Checklist (1952) but definite identification is not to be inferred unless the Latin name of the genus or species is used, as there is a good deal of confusion in the nomenclature of Irish birds when the names are translated into English. Heron, for example is often confused with crane (Armstrong, 1944).

Bird-lore in general has been investigated in such regions as France (Rolland, 1877 to 1883, and Sébillot, 1906), and Britain (Swainson, 1886). Particular sources of bird-lore have been studied in the case of Greek literature (Thompson, 1936); Latin poetry (Martin, 1914); motifs in Early Irish literature (Cross, 1952); Rumanian stories (Gaster, 1915); Indian stories (Penzer, 1924); Turkish folktale motifs (Eberhard, 1953); aetiological stories (Dähnhardt, 1907–12); motifs in tales and stories (Bolte and Polívka, 1913–32); international folktale motifs (Aarne-Thompson, 1928); swan-maiden motif in folktales (Holmström, 1919); laments (Herrlinger, 1930); mythology (de Gubernatis, 1872); enchantment in German tales (Malthaner, 1934, and Boesebeck, 1926); Swedish superstitions (Nyman, 1953); German superstitions (= Handwörterbuch des deutschen Aberglaubens, 1927–42); Dutch folk beliefs (Haron, 1890); dreams and visions (Schmitz, 1934); Irish folk-medicine (Keogh, 1739); German folk-medicine (Hovorka and Kronfeld, 1928); bird-calls (Loorits, 1951, and F.F.C., vol. *33*, etc.); Gaelic names (Forbes, 1905), Friesian names (de Vries, 1928), European names (Jørgensen and Blackburn, 1941); Greek religion (Lawson, 1910); St. Francis (de Wyzewa, 1935); wren in Welsh folklore (Peate, 1936); raven superstitions (Peuckert, 1935–36); Iberian raven lore (Schreiber, 1936); early Celtic art (Jacobsthal, 1944); early Celtic nature poetry (Jackson, 1935); ancient laws of Ireland (Richey, 1879); social history of ancient Ireland (Joyce, 1903); lives of early Irish saints (Donatus, 1934).

Ireland is a particularly suitable area for the study of bird-lore as: (1) it is a separate compact geographical unit; (2) it is one of the oldest Kulturländer in Europe; (3) birds figure prominently in its archaeology, literature, and folklore; (4) its literature and folklore are predominantly in one language i.e. Irish which is also called Gaelic; (5) Old Irish is the earliest form of a Celtic language which can be more or less completely reconstructed from extant sources (THURNEYSEN, 1946); (6) Irish and Scottish Gaelic, which was introduced into Scotland by Irish Settlers about 500 A.D., are still spoken in western areas of Ireland and Scotland respectively; (7) the Celtic languages belong to the Indo-European family and in the centuries B.C. shared with the Teutonic group the linguistic supremacy over Western and Central Europe; (8) the names of some birds are peculiar to the Celtic, Italic, Germanic, and Balto-Slav languages and this indicates at least one type of common lore (ELSTON, 1934); (9) certain features of Irish tradition suggest that Ireland on the margin of the Indo-European area has preserved characteristics that have been lost in other regions of the west (DILLON, 1947), and this may extend to bird-lore in view of the importance of birds in both Irish and Indian tradition. A satisfactory survey of Irish bird-lore or that of any other Celtic area was impossible until the result of recent research into the archaeology and literature of Ireland were available. That archaeology and literature are a dependable guide to some of the bird-lore of former times, is shown by the great similarity between many aspects of modern Greek bird-lore and that of classical Greece over two thousand years ago (LAWSON, 1916).

Archaeology has so far told us nothing definite of the bird-lore of the peoples of pre-Celtic Ireland, some of whom are known to have reached the country during the Early Mesolithic Age c. 6,000–4,500 B.C., although peoples with similar cultures in Britain and on the Continent are known to have used bird-bone ornamentation on pottery (RAFTERY, 1951). The evidence of archaeology also tells us little of the bird-lore of the Bronze Age in Ireland but it suggests that the Celtic invasion of Ireland is probably to be identified by the appearance of Late Bronze Age culture in the country which has been dated c. 900 B.C. and that the Celts found before them in Ireland a non-Indo-European people of whose language we know nothing (DILLON, 1948). It is not until the later phase of the Early Iron Age c. 200–450 A.D. that archaeology supplies us with definite evidence of any special Irish bird-lore. This lore must, however, have exercised great influence, as the most characteristic feature of Irish art of the period is the peculiar insistence on the stylised bird's head as an ornamental device (RAFTERY, 1951). Many examples of the use of ornithomorphic motifs in Irish art of the Early Christian Period c. 450–1,150 A.D. are recorded by HENRY (1940) and it is remarked that the trick of using an animal or bird head as a means to avoid geometrical regularity in ornamentation, reappears all through Celtic art. It is not easy to trace the origin of the bird's head motif in early Irish art but it is possible that it was connected with some aspect of Celtic nature worship. MAC CULLOCH (1948) suggests that when a worshipful animal becomes anthropomorphic the resultant deity might be represented with some part of the animal, e.g. the head. In only a few cases have archaeologists ventured to name the genera or species represented in Early Irish Art. MACALISTER (1949) mentions five "swan-figures" and two not unlike "thrushes" on a bronze artifact dated c. 900–500 B.C., O'KELLY (1946) a gold ornament in the "form of a wren" not later than the sixth century, and HENRY (1940) four "carved

swans" on a stone slab and two "huge ravens" on a stone cross, both slab and cross being of the eight century.

Early Irish literature consists mainly of legend and poetry and both branches contain much bird-lore in the earliest known material. Dillon (1946) points out that, although the texts of the earliest sagas date from about the eigth century, they evidently have a long oral tradition behind them and possibly reflect the social conditions of the first century B.C. The wealth of bird-lore in early Irish literature and the high percentage of motifs not found in other literatures is indicated by Cross (1952). The majority of the bird-motifs recorded deal with mystical, magic, religious or prophetic birds and the genera or species most frequently mentioned by name are raven, wren, swan, crow, eagle, blackbird, dove and "crane".

Dillon (1946) gives examples of Irish nature poems from the seventh and eighth centuries and quotes Kuno Meyer who says, "To seek out and watch and love Nature, in its tiniest phenomena as in its grandest, was given to no people so early and so fully as the Celt." The source of much of this early love for nature has been traced to the monastic sytem of early Christian Ireland (Murphy, 1931), and Flower (1947) remarks that the birds were nearest of all to the hearts of the hermits. These early poems contain frequent reference to the smaller birds especially the blackbird and cuckoo and indicate a feeling for bird-song, particularly that of the blackbird, which is unique at such an early period. A most interesting poem dating probably from the tenth century mentions the dawn chorus, the late summer lull in birdsong, and relates the appearance of such migrants as the swallow, cuckoo and wildgoose to certain saints' feastdays (Best-Lawlor, 1931). A long Irish poem dated c. 1,200, not alone contains a great number of bird-names but indicates where each bird was to be obtained, and in the majority of cases the birds are to be found in those habitats today (Wilde, 1859, Ní Shéaghdha, 1945, and Murphy, 1954).

Plummer (1890) remarks that apart from all mythological and magical association there seems evidence that the early and mediaeval Irish were really lovers of birds and the Irish saints shared this quality to the full. An idea common to both ecclesiastical and secular literature is that souls and other spiritual beings appear in the form of birds – angels and blessed as doves or swans, lost souls and demons as ravens and other birds of ill-repute, while birds are found among the blessed and angels in heaven.

Another source of Irish bird-lore is the place-names. Joyce (1895) remarks that birds hold a prominent place in local nomenclature, almost all the resident species being commemorated.

The existence of a rich bird-lore among the people of Ireland today and during the recent past is shown by the material published in Béaloideas (1927 in progress) and many other publications (Ó Duilearga, 1948), while much unpublished material is contained in the manuscript collection of the Irish Folklore Commission, Dublin. Modern Irish folklore has been systematically classified after the Swedish system by Ó Súilleábhain (1942) and bird-lore is found mainly under the sections dealing with the Community, Human Life, Nature, Time, Popular Belief, and Practice, Religious Tradition and Popular Oral Literature. There is some bird-lore in connection with most resident and some migrant birds, the genera or species most frequently mentioned being the blackbird,

"crane", crow, cuckoo, dove, eagle, gull, hawk, magpie, raven, robin, rook, snipe, swallow, swan, wagtail and wren.

The early writers on Irish ornithology, such as THOMPSON (1849–51), WATTERS (1853), and PAYNE-GALLWEY (1882), were keenly interested in bird-lore and recorded some of the bird-lore then current, identifying it in most cases with a particular species. Later ornithologists such as USSHER and WARREN (1900) and KENNEDY, RUTTLEDGE and SCROOPE (1954) only give the Irish bird-names. FORBES (1909), however, records a good deal of lore common to Ireland and Gaelic Scotland, while ARMSTRONG (1944) gives much Irish bird-lore especially that associated with the northern part of Ireland. Two short works in Irish Ó CEALLAIGH (n. d.) and MAC GIOLLARNÁTH (1940) give some contemporary bird-lore.

It is difficult to indicate the exact source of much modern Irish bird-lore, for, as KRAPPE (1930) points out there are usually two currents in the domain of modern animal lore – one the learned tradition and the other the genuine folk-belief. This is true of modern Irish bird-lore for some of it obviously has biblical, classical, Christian, and other sources. Certain aspects of modern Irish bird-lore would, however, seem to be traces of the old Celtic religious beliefs as is pointed out by WOOD-MARTIN (1902), HENDERSON (1911), and MAC CULLOCH (1911 and 1948).

The five birds most closely connected with Celtic tradition in Ireland would seem to be the crow, raven, wren, swan and "crane". The Irish word *corr* is usually translated as "crane". It may indicate the crane (*Megalornis grus*) in older lore but generally refers to the heron (*Ardea cinerea*) in mordern lore. References to the *corr* as a pet are found in the ancient laws handed down by oral tradition for several centuries before being committed to writing perhaps as early as the sixth century (BINCHY, 1944).

Much Irish bird-lore, especially that relating to mystical and magic birds, would seem to be of very ancient origin. CROSS (1952) indicates that the "bird deity" is peculiar to Irish literature and appears in the early legends in the form of a "bird-god" and "goddess in the form of a god". MAC CULLOCH (1948) states that the worship of animals giving rise to divinities with animal-form has been universal, and points out the important place war-goddesses had among the Celts in Ireland. One goddess was called Badb-Catha or "battle crow" and the goddesses often appeared in the form of scald-crows near those slain. The name crow may be generic but today scald-crow is the local name for the hooded crow (*Corvus cornix*) and that this species was at least as common in the twelfth century as today is indicated by USSHER-WARREN (1910). MAC CULLOCH (1948) states that among the Celts there was divination from observing the flight and cries of birds and that crows in particular were held to be birds of augury, and there was apparently a special class of men who practised divination. KRAPPE (1930), discussing the importance of the crow family in the history of divination, thinks it arose from their peculiarity of feeding on carcases and their ability to imitate the human voice. The two ravens mentioned by HENRY (1940) are pecking a dead warrior's body.

That the raven was an important bird of divination in Ireland is clearly shown by the detailed instructions for prognostication from the behaviour of the raven and wren recorded in an Irish tract dated c. 900–1200 A. D. (BEST, 1916). No less than twenty-eight different prognostications that could be deduced from the raven's behaviour are

given, and nine different calls of the bird are rendered in words and their significance indicated. There is internal evidence in this tract that the raven was domesticated in some way for use in divination, and evidence that domestication of the raven was not exceptional is shown by THOMPSON (1849–51). Not all the prognostications given are of evil, but nowadays both raven and hooded crow are considered usually to bode evil (Béaloideas, 11, 85). There seems to be little doubt that *Corvus corax* is indicated when raven is mentioned, and evidence that it must have been a very common Irish bird a thousand years ago is furnished by STELFOX (1938). The similarity between much of Irish raven-lore and that found in Scandinavia (MAC CULLOCH, 1948) seems to point to the Scandinavians who settled in parts of Ireland c. 800–1000 A.D. as its possible source.

The calender custom of "hunting the wren" is one of the most interesting items in Irish bird-lore and is difficult to account for satisfactorily. It would seem to have been a Celtic custom as HOFFMANN-KRAYER (1938) only records it from Ireland, Iceland, Britain, and France. Ó DUILEARGA (1948) records one of the forms it takes today where boys go from house to house on St. Stephen's Day, December 26th, reciting verses about the wren and collecting money. This custom is still common in many parts of Ireland. THOMPSON (1849–51) identifies the custom with *Troglodytes troglodytes* and points out that the custom was known in a very similar form over two hundred years ago except that the wren itself is now no longer killed or even hunted. WOOD-MARTIN (1902) records some of the older attempts to explain the custom while ARMSTRONG (1944) states it can be traced back in history to the same source as the "swallow song of Rhodes" and the storm bird Zu of the ancient Babylonian empire. That the custom likely arose from some wren-cult among the Celts is indicated by the fact that it was found more or less over the Celtic area of Europe. Prognostication is believed to have been associated with the wren (BEST, 1916) and the old gold ornament recently discovered (O'KELLY, 1946) may represent a wren-idol.

ARMSTRONG (1944) remarks that the swan holds almost as high a rank as the eagle in the hierarchy of religion and mythology and that wherever Gaelic is spoken the swan is the bird of druidry. The special place of the swan in Irish bird-lore is indicated by the well-known legend of *Oidheadh Clainne Lir* (DILLON, 1946) which tells of the children of Lir who were changed into swans for nine hundred years but retained their human speech. HENRY (1940) thinks the swan-like birds on an eighth century slab may be associated with this legend, while THOMPSON (1849–51) and others record the tabu of killing wild swans. POISSIN (1913) holds that the swan-theme in Lohengrin is of Celtic origin as the swan has the quality of a totem animal and the swan was a sacred bird among the Celts. MAC CULLOCH (1948) states that whether totemism ever existed among the Celts is an open question, but a tabu against the killing of certain birds clearly existed among the Celts in ancient Ireland as REINHARD (1933) shows in the case of a descendant from a bird-father who must not kill birds. PLUMMER (1890) points out that the idea that angels and good souls appear in the form of swans is common to both ecclesiastical and secular Irish literature. The swan of Irish bird-lore would seem to be one or both of the species of wild swan that were found in Ireland, the whooper (*Cygnus cygnus*) or Bewick's (*Cygnus bewickii*) (STELFOX, 1938). The usual Irish word for a swan is *eala*, Old Irish ela, and THOMPSON (1936) points out the affinity of the root of the word to words for swan in

Greek, Welsh, Latin, Anglo-Saxon, Icelandic, Old German, Old English, Old Norse, Lithuanian and Russian. This root is still current in Switzerland as *elbs*, *elbsch*, *ölbs*, and in parts of Germany as *Elbschwan*.

No single aspect of Irish bird-lore illustrates better the local and international aspect of this bird-lore than the folktales and stories. Some Irish folktale motifs as "The Hawk and the Grey Scaldcrow" have been found only in Ireland, while others as "The Wren and the Stonechat" have not been recorded outside the country except in Gaelic Scotland (Ó Duilearga, 1948). A very interesting international folktale motif is that known as the "Battle of the Birds" found only in Ireland, Gaelic Scotland and Eastern Europe except for one example from Denmark, and Delargy (1945) quotes Libjeblad who says, "To explain the close agreement between Gaelic and Slavonic folktales ... one must conclude that they go back to a direct connection between Slavs and Celts before the Celtic expansion (c 600 B. C.)". Another example of European bird-lore connection is the well-known religious legend of the "Monk and the Bird" which Hammerich (1933) concludes was brought from Ireland to the Continent at the end of the twelfth century.

An international tale-motif of very wide distribution is that of the "external soul" and one finds a bird or bird's egg is often the medium of this "external soul". Penzer (1924) states the bird seems to be the most popular medium in Indian tales and the motif may have spread from there as it is found, with very little alteration, in other Eastern countries and Europe. In Arabia the soul is set in the crop of a sparrow shut up in a bird-box, in Rome in the head of a bird, and in Russia in an egg and in a duck. Henderson (1911) mentions a Breton tale where the soul is in an egg and a dove and a Gaelic story where the soul is in an egg and a duck. A good example of this "external soul" from modern Irish folklore is (Béaloideas, 4, 226f.) where the soul is in an egg in a duck.

This brief outline of Irish bird-lore has, I think, shown the wide international connections of Irish bird-lore and indicated some of the problems in tracing it to its source. It has, I hope, shown that bird-lore deserves a place in modern ornithology.

I acknowledge the assistance of the Irish Folklore Commission, Comhar Cultúra Éireann, and of Dr. Joseph Szövérffy, Dublin, in the preparation of this paper.

REFERENCES

Aarne, A., and Thompson, St. (1928): *The Types of the Folktale.* Helsinki (FFC 74): passim, esp. 38–42 and 254.

Armstrong, E. A. (1944): *Birds of the Grey Wind.* London. 8, 82 n. 3., 118.

Béaloideas (The Journal of the Folklore of Ireland Society, 1927–in progress). Dublin: *4*, 226f., *11*, 85, etc.

Best, R. I. (1916): *Prognostications from the Raven and Wren.* Eriu, Dublin *8*, 120 ff.

Best, R. I., and Lawlor, H. J. (1931): *The Martyrology of Tallagh.* London: 94 ff.

Binchy, D. A. (1944): *The Linguistic and Historical Value of the Irish Law Tracts.* Proc. Brit. Acad. *29:* 5, 7, 13.

Boesebeck, H. (1926): *Verwünschung und Erlösung.* Frankfurt: passim.

Bolte, J., and Polivka, G. (1913–1932): *Anmerkungen zu den KHM.* Leipzig: *1–5*, passim.

British Ornithologists' Union (1952): *Check-List of the Birds of Great Britain and Ireland.* London.

Burne, Ch. S. (1914): *The Handbook of Folk-Lore*. London.
Cecil, W. (1904): *Bird Notes from the Nile*. London: 63, 65.
Cross, T. Peete (1952): *Motif-Index of Early Irish Literature*. Bloomington, Indiana: passim, esp. 5, 48–83.
Dähnhardt, O. (1907–1912): *Natursagen*. Leipzig–Berlin: passim.
Deane, C. D. (1954): *Handbook of the Birds of Northern Ireland*. Belfast: 188–189.
Delargy, J. H. (1945): *The Gaelic Story-Teller*. Proc. Brit. Acad. *31*: 44, etc.
Dillon, M. (1947): *The Archaism of Irish Tradition*. Proc. Brit. Acad. *33*: 2 and passim.
– (1948): *Early Irish Literature*. Chicago: xi, xii, 63–68. 151 ff.
Donatus, M. (1934): *Beasts and Birds in the Lives of the Early Irish Saints*. Philadelphia: 159–182.
Eberhard, W., and Boratav, P. N. (1953): *Typen türkischer Volksmärchen*. Wiesbaden: cf. 500–501.
Elston, C. S. (1934): *The Earliest Relations Between Celts and Germans*. London: 16 ff., 50.
Flower, R. (1947): *The Irish Tradition*. Oxford: 60 f.
FFC = Folklore Fellows' Communications (abr.). Helsinki. (In progress from 1910.)
Forbes, A. R. (1905): *Gaelic Names of Beasts, Birds, etc.* Edinburgh: vols. 1–2.
Gaster, M. (1915): *Rumanian Bird and Beast Stories*. London, 280.
de Gubernatis, A. (1872): *Zoological Mythology*. London: vols. 1–2. (Transl.) passim, *2*, 432.
Hammerich, L. L. (1933): *Munken og Fuglen*. København.
Handwörterbuch des deutschen Aberglaubens (1927–1942): vols. 1–10. passim, cf. *10*, 373 f.
Hare, C. E. (1952): *Bird Lore*. London: passim, 33–37.
Harou, A. (1890): *De vogelen in het volksgeloof*. Ons Volksleven *50*: 65, 73, 92, 135.
Henderson, G. (1911): *Survivals in Belief Among the Celts*. Glasgow: passim, esp. 76–96.
Henry, F. (1940): *Irish Art in the Early Christian Period*. London: 109, 210, etc.
Herrlinger, G. (1930): *Totenklage um Tiere in der antiken Dichtung*. Stuttgart: passim.
Hoffmann-Krayer, E. (1938): *Zaunkönig*. Handwörterb. dtsch. Aberglaubens, vol. *9*, 881–884.
Holmström, H. (1919): *Studier över Svanjungfru-motivet*. Malmö.
Hovorka, O. v., and Kronfeld, A. (1908–1909): *Vergleichende Volksmedizin*. Stuttgart: vols. 1–2.
Humphreys, G. R. (1937): *A List of Irish Birds*. Dublin.
Jackson, K. (1935): *Studies in Early Celtic Nature Poetry*. Cambridge: passim, 92–109.
Jacobsthal, P. (1944): *Early Celtic Art*. Oxford: 27–30.
Joyce, P. W. (1895): *The Origin and History of Irish Names of Places*. Dublin: *1*, 285, 484.
– (1903): *A Social History of Ancient Ireland*. Vols. 1–2, cf. *2*, 614.
Jorgensen, H. I., and Blackburne, C. I. (1941): *Glossarium Europae Avium*. Copenhagen.
Kennedy, P. G., Ruttledge, R. F., and Scroope, C. F. (1954): *The Birds of Ireland*. Edinburgh: 422–425.
Keogh, J. (1739): *Zoologia medicinalis Hibernica*. Dublin.
Krappe, A. H. (1930): *The Science of Folk-Lore*. London: 245 ff., 254.
Lawson, J. C. (1910): *Modern Greek Folklore and Ancient Greek Religion*. Cambridge: 307 ff.
Loorits, O. (1951): *Die sogenannten Naturreden in der estnischen Volksüberlieferung*. Arv (Stockholm) *7*: 96.
Macalister, R. A S. (1949): *The Archaeology of Ireland*. London: 220.
Mac Culloch, J. A. (1911): *The Religion of the Ancient Celts*. Edinburgh: passim.
– (1948): *The Celtic and Scandinavian Religions*. London: 19, 20, 23, 55, 151.
Mac Giollarnáth, S. (1940): *Feilire na n-Eán*. Baile Atha Cliath.
Malthaner, J. (1934): *Die Erlösung im Märchen*. Heidelberg: passim.
Martin, E. W. (1914): *The Birds of the Latin Poets*. California, Stanford University: passim.
Murphy, G. (1931): *The Origin of Irish Nature Poetry*. Studies – An Irish Quarterly Review: 87 ff.
– (1953): *Duanaire Finn*, III. Dublin: cv, 18.
Ní Shéaghdha, N. (1945): *Agallamh na Seanórach*, III. Baile atha Cliath: 72 ff.
Nyman, Åsa (1953): *Dårfåglar*. Arv (Stockholm) *9*.
Ó Ceallaigh, T. (n. d.): *Saoghal Éanacha*. Baile Atha Cliath.
Ó Duilearga, S. (1948): *Leabhair Sheáin Í Chonaill*. Dublin: 397–409, 445–446, 466.
O'Kelly, M. J. (1946): *Excavation of a Ring-Fort at Garryduff*. J. Cork Hist. Archaeol. Soc. *51*: 167–169.
Ó Súilleabháin, S. (1942): *A Handbook of Irish Folklore*. Dublin.
Payne-Gallwey, R. (1882): *The Fowler in Ireland*. London: 23–24, 170–171.
Peate, I. C. (1936): *The Wren in Welsh Folklore*. Man (London) *36*: 1 ff.
Penzer, N. M. (ed.) (1924): *The Ocean of Story*. London: vols. 1–10, passim, cf. *1*, 130–132.

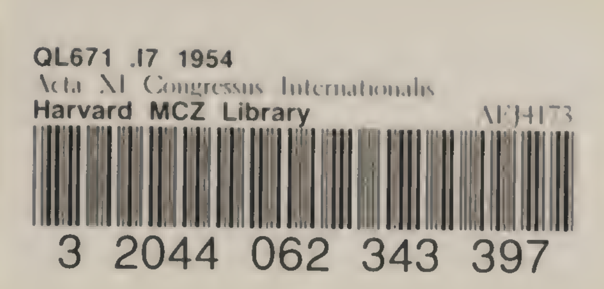
PEUCKERT, W. E. (1935–36): *Rabe*. Handwörterb. dtsch. Aberglaubens 7, 427–455.
PLUMMER, CH. (1910): *Vitae Sanctorum Hiberniae*. Oxford: vols. 1–2, cf. *2*, 372.
POISSON, G. (1913): *L'origine celtique de la légende de Lohengrin*. Paris.
PRAEGER, R. LL. (1950): *Natural History of Ireland*. London: 192–206.
RAFTERY, J. (1951): *Prehistoric Ireland*. Dublin: cf. 76–78, 190.
REINHARD, J. R. (1933): *The Survival of the Geis in Mediaeval Romance*. Halle a. S.: cf. 89 f.
RICHEY, A. G. (1879): *The Ancient Laws of Ireland*. Dublin: vol. *4*, 392.
RINNEN, H. (1948): *Folklore und Avifauna*. Rev. trimest. d'études linguistiques, folkloriques et toponymiques (Luxembourg), fasc. *25*: 70–80.
ROLLAND, EU. (1877–83): *Faune populaire de la France*. Paris: passim, c. f. vol. 2.
RUTTY, J. (1772): *An Essay towards a Natural History of the County Dublin*. Dublin: vols. 1–2, cf. vol. *1*, 295–343.
SCHMIDT, L. (1951): *Geschichte der österreichischen Volkskunde*. Wien: 10.
SCHMITZ, W. (1934): *Traum und Vision*. Münster i. W.
SCHREIBER, G. (1936): *Deutschland und Spanien*. Düsseldorf: 526.
SÉBILLOT, P. (1906): *La Faune et la Flore*. Folk-Lore de France III. Paris: cf. 156–216.
STELFOX, A. W. (1938): *The Birds of Lagore About a Thousand Years Ago*. Irish Natural. J. *7*: 37–43.
SWAINSON, CH. (1886): *The Folk Lore of British Birds*. London: 35 ff.
THOMPSON, D'ARCY W. (1936): *A Glossary of Greek Birds*. London: 1.
THOMPSON, W. (1849–51): *The Natural History of Ireland*. London: vols. 1–3, cf. *1*, 303 f., 349–352, *3*, 9.
THURNEYSEN, R. (1949): *A Grammar of Old Irish*. Dublin.
USSHER, R. J., and WARREN, R. (1900): *The Birds of Ireland*. London: XI–XV, 95.
DE VRIES, T. G. (1928): *Aves Frisicae*. Ljouwert.
WALDE, A., and POKORNY, J. (1930): *Vergleichendes Wörterbuch der indogermanischen Sprachen*. Berlin: vol. *1*, 155.
WATTERS, J. J. (1853): *The Natural History of the Birds of Ireland*. Dublin: 194–195.
WILDE, W. (1859): *Upon the Unmanifactured Animal Remains Belonging to the Academy*. Dublin. (Proc. R. I. Acad. *7*: 181–212.)
WOOD-MARTIN, W. G. (1902): *Traces of the Elder Faiths of Ireland*. London: passim, esp. 147.
DE WYZEWA, TH. (ed. transl.) (1935): *La légende dorée*. Paris: 566–567.

INDEX OF AUTHORS

Verzeichnis der Autoren – Table alphabétique des auteurs

(Titles abbreviated – Titel abgekürzt – Titres abrégés)





Date Due

